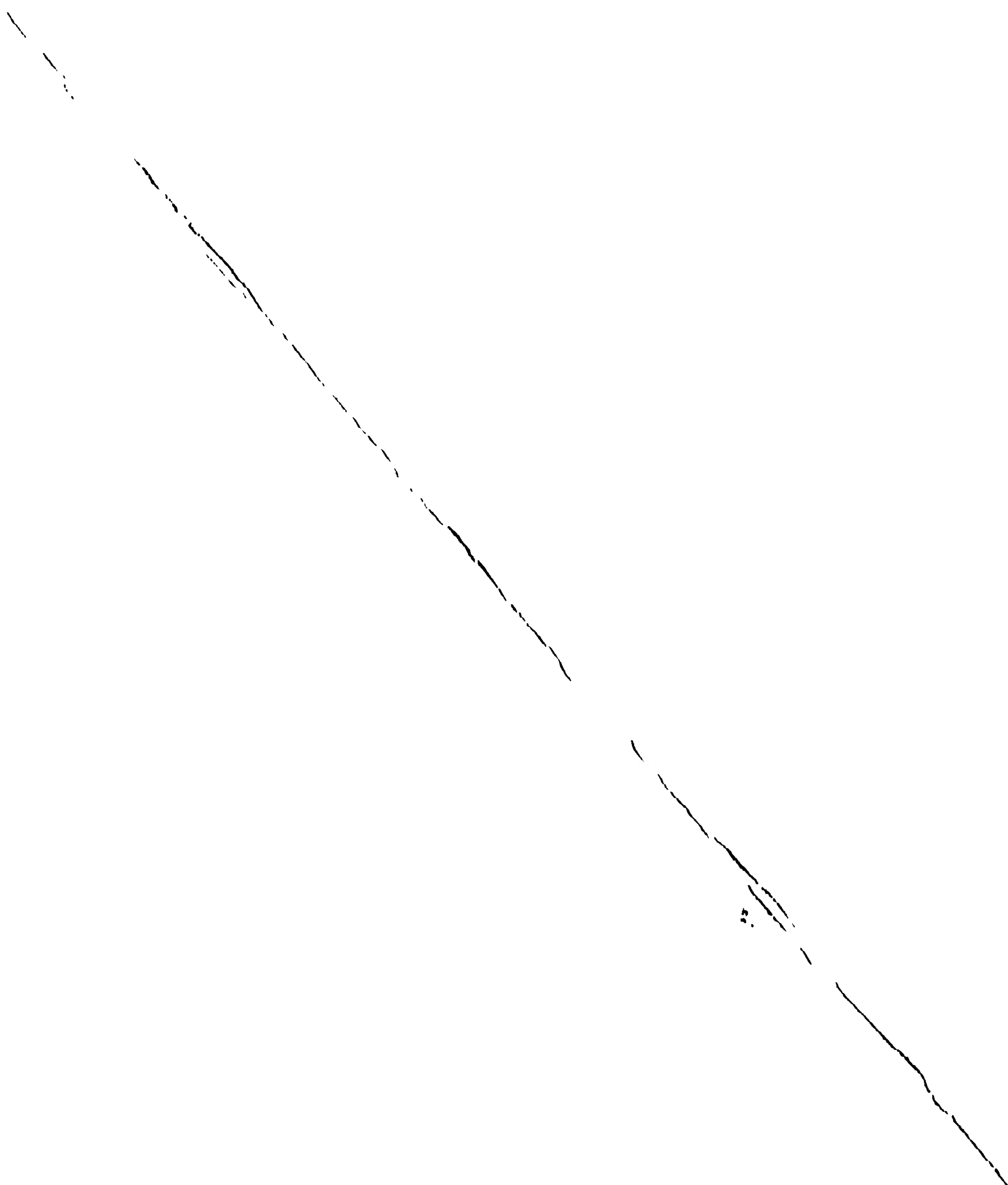
VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM



ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И БИОХИМИИ В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ им. Н. Г. ХОЛОДНОГО
УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И БИОХИМИИ В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ

ДОКЛАДЫ РЕСПУБЛИКАНСКОГО СЕМИНАРА

КИЕВ „НАУКОВА ДУМКА" 1981

УДК 582.5:575.321:576:12

Сборник содержит доклады республиканского семинара "Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений"(Ялта, 1980 г.). Обсуждаются современные подходы к исследованиям филогении высших и низших растений на основе сравнительно-морфологических исследований, включающих анализ макроморфологии генеративных и вегетативных органов, изучение флорогенеза, большого жизненного цикла, анатомических, палинологических, карпологических и других признаков морфоструктуры растений. Освещаются генетические аспекты прогрессивной эволюции, значение цитоэмбриологических и биохимических исследований для систематики и филогении.

Для ботаников - специалистов по высшим и низшим растениям.

Редакционная коллегия

К.М.Сытник /ответственный редактор/, О.Б.Блюм, В.Н.Голубев, И.А.Дудка, С.Н.Зиман /ответственный секретарь/, Е.Г.Судьина, С.В.Сябряй, В.И.Чопик, Ю.Р.Шеляг-Сосонко

Редакция информационной литературы

П 21006-184 / М221(04)-81 2004000000 © Издательство "Наукова думка", 19

В.Н.Голубев
Никитский ботанический сад, Ялта

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И ФИЛОГЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Характерной особенностью современного этапа познания представляется синтез разнообразных направлений эволюционно-морфологического, анатомического, хемотаксономического, эмбриологического, кариологического, популяционно-генетического, эволюционно-физиологического, палеоботанического, флорогенетического, эколого-географического и математико-таксономического исследования растений для разрешения кардинальных вопросов филогении и систематики. Успехи в названных областях за последние два-три десятилетия столь значительны, что многое в филогенетической систематике существенно изменилось, возникли новые области энергических поисков.

Круг вопросов о жизненных формах растений и их эволюции тесно связан с филогенией и систематикой. Это тем более очевидно, если исходить из широкого понимания жизненных форм как морфофизиологических систем, характеризующихся всей совокупностью признаков структурного, функционального и биохимического характера /Голубев, 1959, 1968, 1973/.

Сформулированное нами представление о жизненных формах еще не нашло широкого признания. Поэтому обсуждение выдвинутых вопросов будем проводить с более общих позиций, независимо от принятых рамок содержания жизненных форм, и лишь в завершающей части вновь попытаемся восстановить их значение и использовать в качестве методической основы для синтеза многосторонних данных познания растений.

Конечно, утверждение необходимости и призыв к комплексному решению проблем систематики и филогении растений еще не означает, что такие синтетические исследования уже вошли в повседневную

практику. В лучшем случае обычно привлекается лишь часть дополнительных сведений, способных вносить коррективы в таксономический анализ и филогенетические построения.

К сожалению, это положение в ближайшее время еще будет сохраняться. Однако наша задача состоит в том, чтобы наметить пути и способы преодоления сложившейся ситуации. Систематическая наука вступила в такую фазу дифференциации, что назрела необходимость организации лабораторий и более крупных подразделений, основой деятельности которых должно стать синтетическое обобщение полученных данных в различных специальных направлениях исследований для дальнейшего прогресса в разработке систематики и филогении растений.

Развертывающиеся исследования структур, функций и биохимии растений, представляющих ценность для филогенетико-систематических и таксономических построений - огромные резервы для теоретических обобщений. Для упорядочения этой ценной информации и эффективного использования в решении частных и общих проблем следовало бы привлечь специализированные компьютеры с большой разрешающей способностью. При этом, во-первых, потребуется транспортировать рассматриваемую информацию в блоки памяти компьютера и, во-вторых, разработать корректные программы ее извлечения, обобщения и оценки. Осуществление данной автоматизированной системы организации научных исследований по таксономии и филогенетической систематике потребует приложения организованных усилий, значительных средств и привлечения научных кадров, способных привести эту систему в рабочее состояние.

Какие же порядки положительного знания сейчас активированы и эффективно влияют на представления в теории и практике таксономии, систематики и филогении растений? В силу уже отмеченной ранее необозримости такой информации последующие анализы и примеры будут носить иллюстрационно-выборочный характер.

Обсудим теоретические основы систематики растений, которые непосредственно касаются всего хода филогенетического анализа конкретных таксонов. Детальный анализ теоретических аспектов филогенетической систематики дает В.Н.Тихомиров /1972/. Таксон представляет группу с единым происхождением, а эволюция таксонов носит веерный характер. В обоих главных случаях видообразования - аллопатрического и симпатрического /Завадский, 1968; Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1973/ - соблюдается закон дивергенции. Мы

не склонны поддерживать идею пучкового, из одной точки, развития фил, их одновременного возникновения. Гипотетическая ее природа достаточно очевидна. Более реальна, на наш взгляд, схема разновременной дивергенции, с совмещением узлов расхождения с самыми различными периодами геологической истории Земли, с весьма варьирующим числом филумов в каждом "узле". Таким образом, вся система ныне живущих антофитов /как и других типов/ в виде точек - таксонов должна строиться в горизонтальной плоскости, соответствующей настоящему времени, а веточки, ветви и стволы филогенетического древа должны соединять эти точки в вертикальной плоскости, нормированной по масштабу периодами геологической истории Земли. Точки на горизонтальной плоскости, обозначающие виды, объединяются кругами таксонов более высокого ранга в иерархической последовательности. Это объемная схема филогении таксонов.

Филогенетическая классификация должна строиться на принципах родства таксонов, а не по их сходству.

В пользу монофилии макроэволюционных процессов свидетельствуют и последние открытия молекулярной генетики. Как указывает В.А.Ратнер /1972/, в ходе макроэволюции независимое образование "сходного порядка оснований двух полинуклеотидных цепей - совершенно невероятное событие" /с.24/. Тем самым отвергается возможность конвергентного возникновения таких сложных элементов, как цистроны и соответствующие им белки. Автор приходит к выводу, что "с молекулярной точки зрения одним из основных процессов макроэволюции должна быть подавляющая дивергенция кодирующих полимеров и сложных генетических систем, построенных из них" /с.25/. Этому заключению вполне соответствует утверждение И.И.Шмальгаузена /1946, с.440/, что "вся организация в целом никогда не конвергирует".Убежденным сторонником монофилии в эволюции таксонов является А.Л.Тахтаджян /1964, 1966/.

Дивергентность как основная закономерность исторического развития организмов по существу не совместима с конвергентной эволюцией. Признание последней /например, А.А.Любищев, 1966 и др./ основано на досадном недоразумении. Ведь конвергенция означала бы, что в составе каких-либо видов и родов имеются популяции и виды из неродственных филумов, но настолько сходных по всему набору диагностических признаков, что должны признаваться данной видовой или родовой принадлежности. Современные методы исследования достаточно надежно свидетельствуют о невозможности схождения всех признаков у

групп ныне живущих особей из разных филумов. Если же какие-либо признаки у систематически различных таксонов в какой-то степени сближаются, например развиваются розеточные вегетативные побеги, это не означает, что по другим более частным признакам нет различий. Так что видовая специфика розеточных побегов никогда не стирается. Она находит выражение в особенностях жилкования, опушения формы края листовой пластинки, внутреннего строения и т.д. Следовательно, саму конвергенцию нельзя принимать за тождество, а необходимо рассматривать всего лишь как более или менее близкое подобие. О конвергенции же организмов не может быть и речи, так как это противоречило бы дивергентности эволюции.

Важнейшим следствием монофилии таксонов и закономерности эволюционного процесса является положение о том, что ни один из ныне живущих таксонов филогенетически нельзя выводить из другого, тоже ныне живущего. К нему мы еще вернемся ниже.

В выяснении времени образования таксонов велика роль ареалогии и исторической геологии. Последняя располагает весьма богатым арсеналом фактов, так что временная шкала развития таксонов представляется весьма распределенной, чтобы не принимать по большей части субъективные мнения об одновременности заложения пучков филумов. Пример оперативного использования данных ареалогии и исторической геологии для филогенетических реконструкций дают классические работы М.Г.Попова /1929, 1940, 1948/ и других авторов /Крашенинников, 1946, 1958; Колесников, 1946/.

Ботанико-географические аспекты филогении еще более обогащаются и развиваются флорогенетикой, в трактовке этой науки М.Г.Попова /1963/ и Е.Г.Боброва /1978/. По мнению Е.Г.Боброва /1978/, "флорогенетик должен показать, где, как и когда /почему/ образовалась любая из реальных систематических единиц, входящих в данный флористический комплекс" /с.1394/.

Очевидное значение для разработки проблем систематики и филогении имеют данные современной генетики и популяционной экологии. Популяционно-количественный анализ в разных регионах ареалов изучаемых видов позволяет точнее разграничивать близкие и пространственно контактирующие таксоны, устанавливать их ранг и пр./Еленевский, 1978/.

Большую ценность для филогении представляют палеоботанически данные. Время возникновения крупных филумов, например наземных растений, покрытосеменных, основные этапы становления типов растител

ного царства, их родственные связи и другие вопросы успешно решаются палеоботаникой, привлекающей современные методы исследования /Мейен, 1971, 1978; Вахрамеев, 1976 и др./. Но и в разработке более детальных филогенетических схем тех или иных таксонов палеоботаника получает все большие возможности.

Однако фундаментом систематики растений была и остается сравнительная морфология и анатомия. Именно в области эпиморфологии и анатомии накоплено большое количество фактов, имеющих первостепенное значение для построения классификации растительного мира и для выяснения филогении отдельных его подразделений. Достижения современной техники, в частности создание сканирующих электронных микроскопов /Снигиревская, 1971/, еще более расширили сферу сравнительно-морфологического анализа растений. Уже в сводках А.Л.Тахтаджяна /1948, 1954, 1964 1966/ продемонстрирован диапазон признаков многих органов цветковых растений внешнего и внутреннего строения, используемых для целей систематики и филогении. С полной доказательностью выступила существенная роль признаков вегетативных органов растений, конечно, наряду с признаками репродуктивных органов. Вот самый краткий перечень основных органов, морфологические и анатомические признаки которых всесторонне рассматриваются А.Л.Тахтаджяном /1948/ в целях систематики и филогении: осевые органы, проводящая система, лист, типы прорастания и строение проростков*, устьица, цветок, соцветие, микроспорангии и микроспоры, мегаспорангий и мегаспоры, гаметофит и гаметангии, семя и плод. В каждой из названных структур выделяется множество соподчиненных, эпиморфологические и анатомические особенности которых также представляют ценность для таксономии и филогенетической систематики. Монографическая работа Н.С.Воронина /1964/ по эволюции первичных структур в корнях растений заметно пополняет арсенал значимых для систематики признаков и критериев.

Интересную работу выполнил Н.А.Анели /1962 и др./, показавший высокую значимость анатомических признаков проводящей системы черешка, строения узла, проводящей системы стебля и листа в единстве и других, позволяющих устанавливать родственные связи между семействами и порядками. Н.А.Анели подчеркнул выборочность признаков, обладающих диагностическими свойствами. Автор вплотную

---

* Эти вопросы всесторонне изучались И.Т.Васильченко / 1936, 1937, 1941 и др./.

подошел к формированию рядов признаков таксономического значения, по совокупности которых различается степень эволюционной подвинутости таксонов. По этому пути идут по существу все исследователи. Так, А.П.Меликян и Л.Г.Мурадян /1975/ установили ряды морфолого-анатомических признаков перикарпия в одной из подтриб Asteraceae, обладающих филогенетической ценностью: 1/ количество ребер у семянки и степень их выраженности; 2/ количество слоев перикарпия в ребрах и межреберных участках; 3/ структура эпидермальных клеток перикарпия и толщина кутикулярного слоя; 4/ наличие или отсутствие волосков, их характер и строение; 5/ наличие или отсутствие ослизняющихся клеток, их расположение и тип строения; 6/ наличие или отсутствие гидроцитов, степень их выраженности и строение; 7/ наличие или отсутствие эфирно-масличных каналов, их расположение и характерные черты и т.д.

Можно и дальше перечислять новые фактические данные по структурно-анатомическому анализу самых различных органов цветковых /и других/ растений, которые привлекаются для оценки их близости, выявления филонегии, например статью Боулик Маргарет /Bolick, 1978/ "Таксономическое, эволюционное и функциональное значение ультраструктуры и скульптуры пыльцы Compositae". В.Ш.Агабабян /1972/ на основании электронно-микроскопического изучения спородермы уточнил ее строение у двух видов покрытосеменных, считающихся примитивными. Наличие у них мэкзины в спородерме ликвидирует особое их положение среди других цветковых. Следует лишь подчеркнуть, что в различных систематических группах растений набор значимых морфолого-анатомических признаков меняется. Варьируют и филогенетические аспекты их оценки. Все это обязывает строить диагностико-филогенетическую систему признаков в динамическом ракурсе, чтобы можно было выделить специфику таксономических единиц.

Большую ценность для систематики и филогении представляют сравнительноэмбриологические данные. Интересные работы в этом направлении выполнили П.Магешвари /1954/, В.А.Поддубная-Арнольди /1964/, Е.Л.Кордюм /1971, 1975/, М.С.Яковлев /1974 и др./. Эмбриологические данные позволяют устанавливать систематические отношения и родственные связи не только между крупными таксонами - классами, порядками и семействами, но и низшими - родами и видами. В эмбриологии, как и в других направлениях структурно-биологического изучения растений, также устанавливаются ряды признаков, выявляющих ту или иную степень эволюционной подвинутости организ-

мов. Так, Е.Л.Кордюм /1971/, приводит следующие серии признаков, внутри которых порядок признаков отражает степень филогенетической значимости – от более примитивных к подвинутым: семяпочки с двойным интегументом → семяпочки с одним интегументом; моноспорические зародышевые мешки би- и тетраспорические; семена с массивным эндоспермом и маленьким зародышем → семена с крупным зародышем и бедные эндоспермом и т.д. Следует заметить, что примитивность или прогрессивность ряда эмбриологических признаков разными исследователями оценивается неоднозначно и является дискуссионной; это тоже достаточно универсальная ситуация, характерная не только для эмбриологии, но и для других научных направлений, соприкасающихся с проблемами таксономии, систематики и филогении растений.

В последние два десятилетия широкое распространение получили кариологические исследования, имеющие существенное систематико-таксономическое и филогенетическое значение. Признаки кариотипа /число, форма и величина хромосом/ отличаются известной устойчивостью, что и определяет интерес к нему систематиков. Но, как указывает О.А.Петрова /1977/, и в этой области анализа хромосомного комплекса мнения ученых довольно разноречивы. Согласно крайней точке зрения /А.Леве/, любую популяцию с уклоняющимся числом хромосом необходимо возводить в ранг вида, даже если морфологические ее отличия выражены не резко. Однако, по-видимому, доминирует взгляд, согласно которому кариотипические особенности принимаются во внимание, если им соответствует проявление довольно отчетливых морфологических отличий.

Кариология является непременным разделом современных биосистематических исследований. Биосистематика,по свидетельству А.Л.Тахтаджяна /1970/, представляет собой синтетическую науку, сформировавшуюся на стыке классической систематики, сравнительной морфологии, экологии, репродуктивной биологии, цитологии, генетики, генэкологии, фитогеографии. Целью изысканий биосистематики является познание таксономической и популяционной структуры видов, их морфолого-географической, экологической, экологической и генетической дифференциации, происхождения и эволюции.

Получают широкое развитие хемосистематика и хемотаксономия. Правда, В.Н.Тихомиров /1979/ считает эти термины крайне неудачными, но, по-видимому, не в названиях дело. Определение качественного и количественного состава химических соединений в растениях помогает вскрывать характер близости между таксонами, степень их

родства. Особенно заметны успехи школы В.В.Благовещенского в изучении состава белковых комплексов семян, их эволюции и ее связи с филогенезом /Благовещенский, 1966; Благовещенский, Александрова, 1974; Ефремова, 1978 и др./. По А.В.Благовещенскому /1966/, у филогенетически молодых таксонов преобладающими являются низкомолекулярные альбумины и глобулины типа вицилинов. У прошедших свой апогей эволюционного развития древних растений роль низкомолекулярных белков снижается, появляются высокомолекулярные глобулины типа легулина и глютелинов. В филогенетически древних угасающих группах растений в белковом комплексе семян исчезают альбумины, иногда и глобулины, а роль глютелинов возрастает. Показано, что эволюция растений протекает в сторону уменьшения способности ферментов снижать энергию активации катализируемых ими реакций, понижая их качество. Предложена расчетная формула оценки качества ферментов. Сделано обобщение, что в процессе старения отдельных ветвей филогенетического древа происходит падение энергетического уровня растений, нарастание энтропии, т.е. эволюционное развитие совершается по пути наиболее вероятных состояний.

Как свидетельствует Ю.А.Акимов /1979/, оценка качественного и количественного состава биохимических соединений видов с таксономической точки зрения, а тем более с филогенетической, в значительной степени сдерживается недостаточностью сведений о эволюции структур самих химических соединений. Целеустремленные исследования в этом направлении помогут повысить филогенетическую значимость хемотаксономических данных.

Подобно кариотипическим расам, не выделяющимся морфологически, существуют и хеморасы, т.е. растения, отличающиеся от типичных популяций вида по количественному или качественному составу химических компонентов, наследственно закрепленному. Отмечается возникновение хеморас при гибридизации. Доказывается генетический характер хеморас и важность их изучения для познания химической природы видов /Богонина, Николаев, 1972/. Но велика роль и внешней среды в формировании особенностей химического состава растений.

Особенно важно для систематики и филогении учение об арохимозах /Благовещенский, 1966/, позволяющих преодолевать эволюционную ограниченность узкоспециализированных и древних таксонов.

Из биоморфологических аспектов анализа растений, заслуживающих внимания, упомянем антэкологию, результаты которой находят

применение в систематике и эволюционной теории /Пономарев, 1968, 1969а,б, 1970; Прокудин, 1969, 1972, 1973, 1975, 1977/. Различия в суточной ритмике цветения и опыления способствуют биологической изоляции популяций, экотипов, видов; они во многих случаях обусловливают начальные этапы внутривидовой дифференциации, играют определенную роль в симпатрическом видообразовании.

Наметился существенный перелом в систематике в связи с проникновением методов математической таксономии, которая ставит перед собой задачи дискриминации криптических видов, выработки точных количественных критериев сходства таксонов и оценки расстояний между ними, построения естественной /фенетической/ системы и разработки общей теории системы, оценки темпов эволюции /Любищев, 1966/ и др. Однако математические методы способны решать и вопросы построения филогенетической системы, проведения таксономического анализа на эволюционной основе. В настоящее время появилась богатая литература по использованию математических методов в систематике /Смирнов, 1966, 1969; Sokal and Sneath, 1963; Шмидт, 1964, 1970; Меницкий, 1966; Ваинтейн, 1968; Гамбарян, 1970; Ковалов, Шаталкин, 1969; Авена, 1969 и др./. На пути всестороннего развития этого направления имеются некоторые затруднения. Ярче всего они охарактеризованы специалистами-систематиками. Нам весьма понятны многие предостерегающие высказывания систематиков. Вот некоторые из них в интерпретации А.К.Скворцова /1979/: "Система призвана отразить результаты эволюции. Эволюция же есть непрестанный поиск нового. Каждый таксон только тогда и может выйти на арену жизни, когда он найдет к этому новые пути. Отсюда вытекает принципиальная невозможность выработать какие-либо единые, универсальные правила, формулы или алгоритмы для определения ранга и объема таксонов и их расположения относительно друг друга. Любая универсализация здесь дает искусственную, но не естественную систему" /с.77-78/. И еще: "Таксономическое суждение,таксономическое построение - это всегда именно интерпретация, а никоим образом не суммирование признаков. Суммируя признаки /или как-либо иначе их обрабатывая по любой наперед заданной формуле/, мы сможем выдать только чисто дедуктивное, или аналитическое суждение - такое, какое может дать и машина без участия интеллекта исследователя. Таксономическое же суждение - это суждение синтетическое, к которому машина, как правило, придти не может; его может генерировать только интеллект" /с.78/.

Содержательные комментарии и формулировки В.М.Шмидтом /1964/ основных положений в применении биометрического метода в систематике в значительной мере снимают остроту психологической коллизии систематика в его реакции на современные веяния и тенденции математизации биологии. В.М.Шмидт подчеркивает, что биометрические методы должны привлекаться прежде всего для разрешения наиболее спорных и запутанных вопросов систематики. Вместе с тем он четко формулирует примат исследователя, применяющего математические методы не бездумно и шаблонно, а глубоко осознанно с ясным пониманием их роли и границ эффективности. "Используя биометрический метод, необходимо, однако, полностью отдавать себе отчет в том, что математический аппарат сам по себе ничего не решает. Приступая к биометрическому анализу, исследователь вводит определенные входные биологические данные. Если эти данные не отвечают биологической сущности объекта, то при всей математической точности расчетов полученный результат будет биологически неверен, бесполезен или даже вреден для науки" /Шмидт, 1964, с.88/. Хорошим примером оптимального использования биометрических методов в систематике служат работы М.А.Авены /1969 и др./, Н.М.Федорончука /1978/и др.

Метод таксономического анализа должен обладать оперативной лабильностью путем привлечения то большего, то меньшего количества диагностических и характерных признаков. Необходимо усовершенствование операций взвешивания признаков по их филогенетической значимости, чтобы находить интегральные границы между таксонами по всей совокупности признаков.

Довольствуясь в достаточной мере фрагментарным анализом современного многообразия методов изучения и получаемых фактических данных в таксономии, систематике и филогении растений, следует подчеркнуть, что именно филогенетическая систематика и стремится к синтезу всех возможных сфер изучения, о которых говорилось выше. В.Н.Тихомиров /1979/ пишет, что "современная систематика представляет собой сложную синтетическую дисциплину, обобщающую при решении своих задач данные всех отраслей биологии и сопредельных областей знания. Вопреки некоторым ошибочным представлениям систематика не может "исчерпать себя"; наоборот, в силу исключительности ее положения в системе наук круг проблем, определяющих сферу деятельности систематика, непрерывно расширяется" /с.87/. Таким образом, надо окончательно распрощаться с еще не так давно бытовавшим гипнозом цветка, характерном для систематики покрытосеменных /Культиа-

сов, 1950, 1953/. Правда, в последнее время у нас, похоже, центр тяжести смещается из области признаков генеративных органов в область признаков вегетативного тела растений и с некоторой вероятностью можно говорить о появлении своего рода "гипноза жизненной формы", если понимать под ней преимущественно габитус растений /Серебряков,1962; Серебрякова, 1973/. Но научные достижения современной систематики растений убедительно свидетельствуют, что для целей таксономии и филогении используются морфолого-анатомические признаки генеративных и вегетативных органов, данные эмбриологии, палеонтологии, кариологии, экологии, биологии, ареалогии, популяционной генетики и генэкологии, биохимии, физиологии и др. Все эти многообразные особенности растений и составляют, с нашей точки зрения, содержание жизненной формы растений в широком смысле /Голубев, 1972, 1973, 197[illegible]/. Следовательно, именно в жизненной форме и осуществляется полный и всесторонний синтез структурно-функциональных признаков и свойств растений, выступающих как целостные приспособительные биолого-экологические системы. Использование их для обсуждаемых здесь целей должно быть весьма плодотворным. Поэтому нельзя не вспомнить замечательные мысли М.В.Культиасова /1950, с.251/: "Если... приспособительные черты растений, а значит, и жизненные формы рассматривать в историческом аспекте, то это и приведет к возможности построения системы жизненных форм растений действительно на филогенетической основе. В этой связи встают вопросы о направлении эволюционного процесса, в результате которого сложились жизненные формы, об исходных /анцестральных/ формах, о приспособительных признаках в процессе развития жизненных форм".В то время, 30 лет назад, М.В.Культиасов констатировал, что решение всех этих вопросов лежит преимущественно в разрезе морфологии растений и в значительно меньшей степени в плоскости физиологии и биохимии. Теперь, мы видим, ситуация заметно изменилась: наряду с классической сравнительной морфологией важную роль стали играть исследования по биоморфологии и онтоморфогенезу, возникли целые новые отрасли макро- и микроэпиморфологии, анатомической морфологии; громадное развитие получила эволюционная биохимия и физиология, привлекаются данные многих других наук биологического цикла, глубоко внедряется в таксономический анализ математика.

Развивая представления о жизненных формах растений как мультифенетических системах, мы приходим к отождествлению их с систематическими видами, подвидами и популяциями. Они характеризуются

комплексом разнообразных признаков, определяющих организмы со стороны внешнего и внутреннего строения, функциональной деятельности, биохимического состава, эколого-фитоценотических и ареалогических особенностей и др. Многие признаки биоморф являются и диагностическими в смысле систематиков и приспособительными в экологическом плане. Общее число признаков жизненных форм неопределенно велико. Но для конкретных целей исследования или практического назначения всегда отбирается произвольно ограниченное число признаков, обеспечивающее решение поставленных задач. С этой точки зрения важное значение приобретает вопрос о значимости, или существенности признаков. По-видимому, достаточно общим положением является отбор наиболее информативных признаков. Внутри рядов признаков допускаются различные формы их упорядочения, т. е. группирования, с соблюдением, однако, принципа индивидуализации признаков /Голубев, 1972, 1977/. Как было показано выше, во многих специальных исследованиях, имеющих непосредственное отношение к систематике и филогении, подошли вплотную к формированию таких рядов признаков. Представляется актуальным дальнейшее совершенствование подобных рядов признаков как по качественному их составу, так и со стороны распределения по филогенетической ценности /подвинутости/.

На фоне общего спектра эволюционно значимых признаков растений ряд макроструктурных /габитуальных/ признаков жизненных форм обрисовывается как один из многих, не менее существенных. Поэтому придание главной роли ряду габитуальных признаков для вскрытия филогенетических взаимоотношений биоморфологических структур в значительной мере изолировано от других биосистематических данных,как можно видеть по работам Т.И.Серебряковой, Н.А.Полынцевой /1974/, Р.П.Барыкиной, Т.А.Гуланян, В.Н.Чубатовой /1977/, О.И.Литвиненко /1977/, Н.Н.Цвелева /1977/ и других, заключает в себе отрицательные моменты, не способствующие объективизации выводов. Эволюционно-биоморфологические исследования подошли к рубежу, когда обособленное от суммы биосистематических средств и методов решение филогенетических взаимоотношений между различными типами структур и эпиморфологических признаков становится бесперспективным в силу своей произвольности. Хорошим примером этого состояния являются три первые процитированные выше работы, посвященные анализу эволюции жизненных форм в роде борец /Aconitum/. Одни и те же материалы и один и тот же вопрос эволюции жизненных форм тех же самых видов в каждой из этих работ представлены не согласованно. Реальный же процесс эволюции конкретного таксона был, конечно, одновариантным.

Рассмотрим более подробно состояние эпиморфологических исследований жизненных форм, получивших последние годы широкое развитие. В сущности не так уж много макроструктурных признаков, вошедших в литературный обиход и анализ жизненных форм антофитов. Вот некоторые из них: общий габитус и степень одревеснения стеблей - деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники, полукустарнички, поликарпические травы, монокарпические травы /однолетние, дву- и многолетние/; подобные же ряды стланиковых форм; структура корневой системы - стержнекорневые и кистекорневые, формы с корневыми клубнями, соответствующие либо стержнекорневым, либо кистекорневым; структура подземных и приземных побеговых органов - корневищные /коротко-, средне- и длинно-/, столонообразующие стеблеклубневые /с базальными, верхушечными, чешуйчатыми клубнями/, луковичные, клубнелуковичные, корневищно-луковичные, ползучие /коротко-, средне- и длинно-/; структура надземных побегов - безрозеточные, полурозеточные, розеточные; способ сочленения годичных и монокарпических побегов, осей возобновления - моноподиальные и симподиальные /бази-, мезо-, акро-/; цикличность развития монокарпических побегов - моно-, ди- и полициклические растения; взаимное положение побегов особи - растения с I-3 побегами, рыхлокустовые, плотнокустовые, подушковидные; специализированная форма вегетативного размножения - выводковоклубневые, выводковолуковичные и клубнелуковичные, выводковопочковые и вивипарные растения. Более полный спектр биоморфологических типов растений с учетом тех или иных признаков можно найти в специальных исследованиях /Серебряков, 1952, 1962; Левина, 1957; Федоров и др., 1956, 1962, 1975, 1979; Шаитхюзен, 1966; Голубев, 1962, 1965, 1968, 1972; Серебрякова, 1971, 1972 и др./.

Эволюционная оценка этих признаков рассматривается во многих работах. Следует особо отметить публикации, основывающиеся на данных систематики и анализа филогенетического развития конкретных таксонов /Попов, 1929, 1940; Тахтаджян, 1948, 1964; Толмачев,1957; Голубев, 1959, 1965; Серебрякова, 1971; Зиман, 1977, 1978; Шулькина, 1977, 1978, и др./. Постулируется редукционый ход эволюции биоморфы покрытосеменных - от древесных к травянистым, с различными частными отклонениями, подробно мотивированными /Серебрякова, 1972, 1973; Гатцук, 1976; Голубев, 1977/. Если оставить в стороне структуру первичных покрытосеменных, еще недостаточно ясную, то в эволюции многих семейств цветковых, особенно в конце неогена, а также в

плейстоцене и голоцене, в процессе адаптивного морфогенеза, преобразование древесных форм в травянистые носило массовый характер, главным образом в связи с освоением ими территорий с умеренно-холодным климатом, а также с субтропическим. Это утверждение не противоречит выводу о том, что высокоспециализированные крупные деревья с развитой кроной и жесткодревесным стволом являются продуктом прогрессивной приспособительной эволюции и в своих современных формах не являются предками трав /Schmid, 1963; Серебрякова, 1972, 1973; Гатцук, 1976/. Однако вторичность травянистых видов и первичность деревянистых нельзя принимать как догму. Возможны вторичное происхождение деревянистых и первичность некоторых трав в конкретных филумах цветковых, например при развитии ряда полукустарничков /Голубев, 1965/.

Обоснованно выводится первичность стержневой корневой системы безрозеточного типа побегов и их моноциклического развития, вечнозеленость листвы антофитов /Культиасов, 1950; Голубев, 1962, 1965; Серебрякова, 1971/.

Обособленную позицию в филогенетической оценке биоморфогенеза занял Н.Н.Цвелев /1970, 1973, 1974, 1977/. За первичную жизненную форму покрытосеменных он принимает многолетнее травянистое растение со стержнекорневой или мочковатой корневой системой, розеткой неопадающих листьев и терминальным многоцветковым соцветием. Из этого типа Н.Н.Цвелев выводит все разнообразные жизненные формы современных антофитов. Единственным доказующим аргументом этих положений является его гипотеза о том, что первичные покрытосеменные возникли в относительных высокогорьях - выше мезозойского лесного пояса, где указанная структура была приспособленной к выживанию в окружающих условиях. Розеточность была присуща и вероятным предкам антофитов - семенным папоротникам. Безрозеточность, с точки зрения Н.Н.Цвелева /1977/, формируется под влиянием фитоценотического фактора в низкогорьях и равнинах, куда мигрировали первичные покрытосеменные, где они достигали большего обилия /загущенного стеблестояния/. В онтогенезе безрозеточных растений иногда наблюдается фаза розетки, которую Н.Н.Цвелев рассматривает как рекапитуляцию палеоморфной структуры. В других филумах первичная розетка сохраняется и в одних случаях стала подниматься над почвой, в других - погружаться в почву. При поднятии розетки возникали сначала розеточные полудеревья, а затем и розеточные пахикаульные деревья. От первичных розеточных трав, по Н.Н.Цвелеву, образовались розеточные много-

летники с длинными, иногда деревянеющими корневищами, розеточные однолетники, различные прибрежные и водные растения. От вторично безрозеточных трав развивались, согласно мнению Н.Н.Цвелева, еще более многочисленные жизненные формы, такие как безрозеточные лептокаульные деревья, кустарники и кустарнички /через особое состояние "полудеревья"/, полукустарники и полукустарнички. Среди самих безрозеточных трав сформировались безрозеточные водные растения, безрозеточные однолетники, клубневые эфемероиды, различные сапрофиты и паразиты. Через многолетнюю безрозеточную травянистую лиану возникли как деревянистые, так и однолетние травянистые лианы /Цвелев, 1977/. Конечно, трудно отказать в логической стройности этой концепции эволюционного развития биоморфы покрытосеменных. Однако доказательность ее оставляет желать лучшего. К этому следовало бы добавить, что изображенный "ход" эволюционных преобразований жизненных форм прямо противоположен тому, который был продемонстрирован на примере конкретных таксонов А.И.Толмачевым /1957/ и В.Н.Голубевым /1959, 1965/, за малыми исключениями /первичность вечнозелености, стержнекорневой системы/.

Н.Н.Цвелеву энергично возражала Т.И.Серебрякова /1973/, доказывая первичность безрозеточной структуры побегов у злаков. Но позже она изменила свои взгляды /Серебрякова, 1977/. Используя представления об архитектурных моделях покрытосеменных, предложенных Алле /Halle, Oldeman, 1970/, Т.И.Серебрякова /1977/ выдвигает теперь в качестве исходной среди травянистых растений модель I, к которой отнесены многолетние травы с однотипными полурозеточными закрытыми побегами поли- или дициклического типа. Наиболее длительный малый цикл главного побега, боковые постепенно становятся дициклическими и даже моноциклическими. Цветоносные удлиненные части монокарпических побегов отмирают, а оси розеточной фазы с почками становятся многолетними - корневищами. Данная модель является исходной для развития растений с однотипными безрозеточными, открытыми или закрытыми, моноциклическими побегами /модель 2/, а также для моноподиальных растений с пазушными генеративными побегами моноциклического типа, полностью отмирающими после цветения /модель 3/. Констатируя наличие ограниченного числа архитектурных моделей среди неродственных таксонов разного ранга, Т.И.Серебрякова /1977/ приходит к пессимистическому заключению "об относительной независимости распределения отдельных морфологических признаков от законов филогенеза, а следовательно, о невозможности однозначной эволюционной оценки многих морфологических признаков" /с.II5/.

Эволюционные соотношения архитектурных моделей I и 2 иллюстрируются Т.И.Серебряковой на примере Adonis. Виды ряда Petiolatae относятся к модели I, а виды ряда Apenninae приближаются к модели 2. Достаточно априорно принимается первичность модели I и вторичность модели 2. Кроме того, мыслится происхождение современных видов Apenninae от современных же Petiolatae. А это уже противоречит законам филогенеза. Между тем и тот и другой ряды являются потомками какой-то вымершей исходной группы видов /или одного вида/, обладавшей безрозеточной структурой побегов моноциклического развития. Главный побег у них, будучи удлиненным, к цветению в первый год не переходил. Только после симподиальной смены некоторого числа побегов следующих порядков они становились моноциклическими генеративными. Из этого структурного типа легко выводится как модель I, так и модель 2. Виды Petiolatae являются высокогорными и в процессе их развития из предкового типа возникла фаза розетки в структуре главного и побегов последующих порядков ветвления. Ближе всего к предковой форме стоят виды ряда Apenninae. Подобная закономерность установлена среди Drabe /Толмачев 1957/, Potentille /Голубев, 1965/.

Повторяемость типов структур побеговой системы /"архитектурных моделей"/ во многих семействах и родах покрытосеменных, т.е. в неблизко родственных таксонах, нельзя рассматривать в качестве явления параллельного развития и конвергенции. "Всепроникающий параллелизм" /по Cronquist, 1965/ представляется неверно понятым отражением общего в частном. Подобно признакам "пестик", "двойное оплодотворение", "цветок", "плод" признак "побег" /с почками в пазухах листьев/ также присущ растениям этого типа как характерный орган, составляющий их структурную и энергетическую основу. Поэтому покрытосеменные /или пестичные/ цветковые могут с равным правом называться и побеговыми растениями. Побег является чрезвычайно пластичным органом антофитов и в зависимости от конкретных условий развития приобретает множество структурных модификаций. Однако эти изменения структуры побега не хаотичны, а ограничены известным количеством форм или "архитектурных моделей", которые полностью исчерпывают возможности пластических преобразований на базе исходной /основной/ структуры. Можно различать преобразования побегов изоморфные, с сохранением первичного числа метамеров, и гетероморфные с изменением /уменьшением или увеличением/ числа метамеров по сравнению с первичным.

Варьирование длины междоузлий стебля побега обусловливает формирование безрозеточных, полурозеточных и розеточных побегов. При изоморфных преобразованиях эти три типа годичного побега /или элементарного побега/ являются вполне идентичными, способными равновелико переходить один в другой. Почти то же имеет место и при гетероморфных преобразованиях, когда все три типа побега могут взаимно трансформироваться, но с изменением числа метамеров. Все указанные формы преобразования можно наблюдать у одних и тех же растений, называемых полурозеточными /Голубев, 1959б/, например у яблони, груши, березы и др. Конечно, у многих растений те или иные типы структуры побегов наследственно закреплены, имеют приспособительное значение и их взаимные переходы происходили лишь в процессе эволюции.

Характер и степень развития листьев определяет дальнейшее разнообразие побегов по структуре ассимилирующей поверхности, образование чешуевидных листьев, почек и т.д. Анатомо-морфологические метаморфозы стебля и листа обусловливают образование стеблевых клубней, корневищ, луковиц, клубнелуковиц, столонов.

Важной особенностью архитектоники побегов является способ сочленения элементарных фаз роста и годичных приростов, а также характер и степень ветвления. Конкретное развитие этих признаков обеспечивает формирование моно- и симподиальных форм, растений с разнообразно выраженной разветвленностью побегов.

Взаимные переходы моно- и симподиального типов сочленения и возобновления мы наблюдали у Erysimum cuspidatum. В условиях каменисто-известнякового субстрата в Крымских горах Erysimum cuspidatum развивается по моноподиальному типу с центральным вверх растущим и возвышающимся над камнем постоянно вегетативным розеточным побегом и боковыми дициклическими генеративными полурозеточными побегами, после цветения полностью отмирающими. На мелкоземно-перегнойной почве в степях Предгорного Крыма у этого же вида отмечается симподиальное сочленение дициклических монокарпических побегов.

Существенно в морфогенезе покрытосеменных образование побегов, на которых возникают соцветия и цветки. Эти генеративные или цветоносные побеги по своей структуре принципиально не отличаются от вегетативных побегов, учитывая их многообразные вариации в строении и выраженности листового аппарата, ветвлении, сочленении, редукции органов и др. Соотношение вегетативной и генеративной фаз бывает специфическим у тех или иных таксонов и также участвует в выработке разнообразия приспособительных форм цветковых растений.

Таким образом, на основе единой метамерной единицы - побега /элементарного и годичного/, путем ее качественных и количественных онтогенетических повторений, преобразований и редукций возникают все существующие побеговые системы покрытосеменных. Сокращение числа элементарных и годичных побегов до одного-двух знаменовало развитие однолетних растений. Одревеснение стеблей побегов и многолетнее их надземное существование определяло форму деревянистых растений - деревьев, кустарников и кустарничков. Отсутствие одревеснения стеблей побегов означало развитие травянистых форм с многолетними /в тропиках/ или однолетними /в условиях резко периодических климатов/ наземными побегами. Все конкретные формы побеговой системы антофитов запрограммированы в наследственной основе и обусловлены наличием изначального характерного органа - побега как метамерной единицы их тела.

С нашей точки зрения, исходной структурой, послужившей источником разнообразия признаков вегетативных органов,был зародыш семени покрытосеменных, с его зародышевыми корешком, семядолями, стеблем и почечкой с зачаточными листьями. Процесс формирования биоморфологических особенностей дефинитивного состояния растений представлял собой типичную идиоадаптивную радиацию,происходил разновременно или одновременно в таксонах, населявших все возможные типы местообитаний земли. Утверждение тех или иных особенностей, закрепленных в генотипе, совершалось синхронно с становлением самих таксонов на основе приспособительных реакций к условиям существования. Можно представить, как в условиях хорошей аэрации почв и грунта и глубокого залегания грунтовых вод зародышевый корешок в процессе онтогенеза развивался в стержнекорневую систему. В эдафических условиях, прямо противоположных, первичный корешок не получал функционального преобладания, рано отмирал и на смену ему отрастали придаточные корни; корневая система принимала характер мочковатой или кистекорневой. В условиях бокового затенения/в зарослях/ из почечки зародыша развивался удлиненный безрозеточный побег, а при яркой освещенности почвы междоузлия зародышевого побега не вытягивались и формировалась розеточная структура побега. В криогенно-психрофитных условиях ограниченных возможностей накопления органического вещества возникал моноподиальный способ нарастания и возобновления побегов, а в более ксеротермальных - симподиальный. Различные типы корневищ и столонов, вплоть до длинных, специализированных, типы луковиц, стеблевых клубней и другие

утверждались как адаптационные девиации /отклонения/ и новообразования на базе исходной структуры с основными вегетативными органами.

Из высказанных положений вытекают важные следствия. Вероятность существования морфогенетических рядов резко понижается. Многие из них, неоднократно описывавшиеся в литературе, на самом деле не имели места, поскольку из одной исходной структуры развивались две и более производных синхронно, т.е. по лучевому принципу, тогда как их рассматривали и продолжают рассматривать в виде последовательных цепочек /рядов/, элементы которых эволюционно выводятся то в прямой, то в обратной последовательности. Таким образом, мы обосновываем веерный характер биоморфологической эволюции покрытосеменных, вполне соответствующий их общей /систематической/ веерной эволюции. Иначе это же положение можно сформулировать так: филогенез генеративных и филогенез вегетативных органов антофитов совершался на основе общей закономерности идиоадаптивной радиации.

Но некоторые последовательные этапы трансформации структур антофитов весьма возможны, например эволюционное преобразование деревьев в кустарники /кустарнички/ и травы. Механизм подобной эволюции нами подробно мотивировался специально /Голубев, 1973б,1974, 1975а,б, 1976/. При изоморфных преобразованиях происходило базипетальное смещение этажированных отрезков осей возобновления и годичных побегов с прогрессивным усилением геофилии. Гетероморфные редукционные преобразования обусловили формирование биоморф с варьирующей продолжительностью жизни, вплоть до эфемерных однолетников, а при возрастании общего числа последовательно сочленяющихся годичных побегов возникали долгожители растительного мира.

Редукционная эволюция от деревьев к травам Н.Н.Цвелевым/1977/ оспаривается на том основании, что древесные формы являются высокоспециализированными, не способными к дальнейшей прогрессивной эволюции. Однако факты свидетельствуют, что древесные формы обладают высокой эволюционной пластичностью. Достаточно вспомнить многочисленные плодовые деревья, среди которых селекционно-генетическими методами создаются бесчисленные новые сорта с различными признаками, определяющими структурно-биологические параметры жизненной формы дерева: его габитус, длительность жизни, характер облиствления и, конечно, качество и количество плодов. Можно привести примеры с другими древесными растениями, главным образом декоративными,

но и лесообразующими, с которыми ведутся успешные работы по селекции и целенаправленному формообразованию. Показательны в этом смысле примеры преобразования древесных жизненных форм в травянистые на наших глазах: клещевина, хлопчатник; опыт интродукции экзотов /Козо-Полянский, 1945; Аврорин, 1956; Головкин, 1978/. В отношении кустарника Symphoricarpos albus Б.Н.Головкин /1978, с.16/ пишет, что "в условиях Субарктики скелетных осей у этого вида практически нет, поскольку куст представлен исключительно побегами возобновления, на которых образуются цветки. Таким образом, однолетние побеги функционально заместили одревесневающие скелетные оси, в результате чего кустарник превратился в травянистый многолетник. Этот пример со снежноягодником не единичен. Более 20% всех интродуцированных древесных растений в коллекциях Полярноальпийского ботанического сада ежегодно теряют годичный прирост, становясь по существу многолетниками"

Поэтому можно достаточно обоснованно утверждать, что особой эволюционной консервативностью древесные формы не отличаются от видов - трав: среди как травянистых растений, так и древесно-кустарниковых есть виды, более пластичные и менее вариабельные, с устойчивой наследственной основой. Однако ограниченности возможностей дальнейшей эволюции деревьев и кустарников не было, нет и не предполагается в будущем.

Знакомство с взглядами Н.Н.Цвелева /1973 и др./ на эволюцию растительного мира показывает, что его представления о прогрессивных и примитивных типах растений основываются на абсолютной изолированности исторического развития филумов и групп организмов. Реальная же эволюция была сопряженной. Без низших растений, в частности бактерий, разрушающих органическое вещество всех остальных организмов, вообще невозможна бы была эволюция высших. Отсюда оценка Н.Н.Цвелевым /1973/ прогрессивности или регрессивности тех или иных растений только со стороны структурно-морфологической организации в достаточной мере относительна и произвольна. Как отмечает М.М.Камшилов /1972/, "эволюируют не изолированные виды, а вся макросистема видов, организованная в биотическом круговороте" /с.35/.

Обобщая возможности филогенетической интерпретации биоморфологических особенностей растений, следует еще раз подчеркнуть, что морфогенетические ряды структурных признаков ныне живущих таксонов нельзя рассматривать в филогенетическом смысле. Необходимо строить гипотетические предковые структуры и ими объединять биоморфологические признаки ныне живущих таксонов. Поскольку почти для любой

пары биоморфных признаков возможны взаимные превращения,поскольку данные биоморфологического анализа должны корректироваться всеми доступными данными из других областей, синтезированными современной систематикой /Тихомиров, 1972/. Иначе говоря, биоморфология представляет весьма ценный резерв систематики и филогении, который необходимо использовать в совокупности с другими методами филогенетической систематики.

В практической работе весьма целесообразно составление обзорных аналитических матриц признаков изучаемых таксонов. В левой части матрицы столбцом приводятся все рассматриваемые виды, распределенные по таксонам последующих рангов: сериям, подсекциям, секциям, трибам и др. Справа от столбца видов открывается поле признаков. Представляется желательным открывать его диагностическими систематическими признаками /в столбцах/. Здесь приводятся и признаки генеративных органов - цветков, соцветий, плодов и других, и признаки вегетативных - общего габитуса, стеблей, листьев, корневой системы и др. Затем привлекаются все доступные дополнительные признаки, почерпнутые из литературы или самостоятельно добытые,биоморфологического, анатомического, кариологического, экологического и иного характера. Вся исходная, имеющаяся в распоряжении исследователя информация размещается в матрице на основе заранее составленной кодовой системы дескрипторов, причем таксономический материал, которому принадлежит эта информация, уже упорядочен по наиболее разработанной и авторитетной систематической классификации /желательно эволюционной/. Таким образом, представляется возможным без привлечения математических методов и ЭВМ визуально сопоставлять характер распределения признаков разного значения и оценивать степень соответствия их группирования по градациям принятой таксономической системы. Существенные несоответствия будут указывать на несовершенство классификации и необходимость ее модернизации. Эта же матрица является крайне нужной и незаменимой при последующей статистико-математической обработке материала по современным программам таксономического анализа.

Важную роль в филогении играет явление эволюционной разновозрастности признаков или гетеробатмии /Тахтаджян, 1948, 1966/. Прав Н.Н.Цвелев /1977, с.80/, когда утверждает, что "никак нельзя считать жизненную форму какого-либо из группы исследуемых таксонов наиболее примитивной на том основании, что именно этот таксон обладает очень примитивным строением цветков, плодов или проводящей системы".

Несовпадение уровня эволюционной подвинутости признаков вегетативных и генеративных органов - довольно общая закономерность. Как указывает М.В.Культиасов /1953, с.28/, "это происходит от того, что в природе зачастую меняются лишь некоторые звенья комплекса условий, а не все из них. Например, опыляющие насекомые не меняются в своем составе, а условия существования для растений могут изменяться в сильной степени /болото, луг, степь/. Эти условия не являются для насекомых воздействующими на их приспособительные свойства, в силу чего они остаются в составе энтомофауны не затронутыми приспособительными изменениями. Тогда цветок сохраняет свои свойства и форму, а лист, стебель, словом вегетативные органы могут подвергаться сильному изменению".

Вообще, как справедливо отмечает В.Н.Тихомиров /1972/, каждый таксон характеризуется признаками, находящимися на разных уровнях организации. Поэтому оценка большей или меньшей эволюционной подвинутости таксонов связана с объективными трудностями, даже если привлекать для этих целей многообразный комплекс признаков. Однако вряд ли справедливо придавать гетеробатмии слишком большое значение как основания для ликвидации вырисовывающихся филогенетических связей изучаемых таксонов на основе сопоставления примитивных и прогрессивных признаков. Надежным средством против такой тенденции является глубокое изучение закономерностей онтогенетического и эволюционного развития различных признаков и выявление сопряженного их становления.

Вероятно также, что независимость признаков в эволюционном развитии несколько преувеличена. Достижения современной генетики позволяют располагать более надежными критериями сцепленности признаков и знаниями контролирующих механизмов их изменчивости. С этой точки зрения гетеробатмия еще обстоятельно не исследована, закономерности ее не совсем ясны.

Принцип линейного отображения признаков таксонов и жизненных форм приобретает универсальное значение. Имеется возможность составления линейных рядов многих блоков признаков широкого качественного диапазона. В каждом комплексе необходимо оценивать элементарные признаки по уровню их филогенетической подвинутости. Для оперативного удобства признаки разделяются на альтернативные пары по всей совокупности вероятных комбинаций. Конечно, для таксономического анализа отбираются лишь наиболее существенные, филогенетически значимые признаки.

В конкретных таксонах /ранга секции, рода и др./ выделяются свои комплексы признаков и разрабатываются оценки их филогенетического значения. Современный таксономический анализ с использованием оценок эволюционной подвинутости признаков призван максимально объективизировать таксономические решения исследователя.

Авена М.А. Математические методы и вычислительная техника в систематике растений. - Рига: Зинатне, 1969, - 116 с.

Аврорин Н.А. Переселение растений на полярный север. Эколого-географический анализ. - М.: Изд-во АН СССР, 1956. - 286 с.

Агабабян В.Ш. Ультратонкое строение спородермы некоторых примитивных покрытосеменных. - Ботан. журн., 1972, 57, № 8, с.955-969.

Акимов Ю.А. Использование летучих терпенов в систематике растений. - В кн.: Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений: Тез. докл. М., 1979, с.3-6.

Анели Н.А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений. Автореф. дис. ... д-ра биол.наук. - Тбилиси, 1962.- 40 с.

Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. К вопросу о направлении эволюции жизненных форм в роде Aconitum L. - Бюл.Моск.о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1977, 82, вып.3,с.114-119.

Благовещенский А.В. Биохимическая эволюция цветковых растений. - М.: Наука, 1966. - 326 с.

Благовещенский А.В., Александрова Е.Г. Биохимические основы филогении высших растений. - М.: Наука, 1974. - 102 с.

Бобров Е.Г. Об "Основах флорогенетики" М.Г.Попова и о происхождении флоры равнинных пустынь Средней Азии. - Ботан.журн.,1978, 63, № 10, с.1393-1402.

Богонина З.С., Николаев А.Г. О хеморасах у растений рода мяты. - В кн.: Химическая изменчивость растений. Кишинев: Штиинца, 1972, с.28-40.

Ванштейн Б.А. О числовой таксономии. - Журн.о-ва биологов, 1968, 29, № 2, с.153-167.

Васильченко И.Т. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. - Тр.Ботан. ин-та АН СССР, 1936, сер.I, вып.3, с.7-66.

Васильченко И.Т. О филогенетическом значении морфологии прорастания у крестоцветных трибы Brassiceae Hayek. - Сов.ботаника, 1937, № 3, с.43-54.

Васильченко И.Т. О филогенетическом значении морфологии прорастания у зонтичных /Umbelliferae/. - Сов.ботаника, 1941, № 3, с.30-40.

Вахрамеев В.А. Палеоботаника на XII Международном ботаническом конгрессе. - Природа, 1976, № 3, с.17.

Воронин Н.С. Эволюция первичных структур в корнях растений.- Уч.зап.Калуж. пед.ин-та /естеств. фак./, 1964, вып.13, с.3-179.

Гамбарян П.П. Снова о числовой таксономии. - Журн.общей биологии, 1970, 31, № 4, с.410-414.

Гатцук Л.Е. Содержание понятия "травы" и проблема их эволюционного положения. - Тр.Моск. о-ва испыт.природы, 1976, 42, с.55-130.

Головкин Б.Н. Феноритмические и морфологические аспекты адаптации травянистых интродуцентов в процессе акклиматизации. - Экология, 1978, № 2, с.15-19.

Голубев В.Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией. Ботан.журн., 1959а, 44, № 12, с.1704-1716.

Голубев В.Н. О морфогенезе деревянистых растений и путях морфологической эволюции от деревьев к травам. - Бюл.Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1959б, 64, вып.5, с.49-60.

Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений цетральной лесостепи. - Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедника, 1962, вып.7 с.1-511.

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. - М.: Наука, 1965. 287

Голубев В.Н. Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии. - Ботан.журн, 1968, 53, № 8, с.1085-1093.

Голубев В.Н. Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1972, 77, вып.6, с.72-80.

Голубев В.Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений. - Ботан.журн., 1973а, 58, № 1, с.3-10.

Голубев В.Н. Морфогенетический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосеменных в эволюционном ряду жизненных форм от деревьев к травам. - Бюл. Моск.о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1973б, 78, вып.5, с.90-106.

Голубев В.Н. Сравнительный морфогенетический анализ поликарпической системы побегов деревянистых и травянистых форм безрозеточных растений. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1974, 79, вып. 5, с.120-137.

Голубев В.Н. К изучению гомологичных элементов побеговой системы травянистых и древесных форм антофитов и возможные пути их преобразования в редукционном ряду. - Укр. ботан. журн., 1975а, 32, № 2 с.137-143.

Голубев В.Н. Некоторые особенности филоморфогенеза основных биоморф антофитов. - Биол. науки, 1975б, № 4, с.56-63.

Голубев В.Н. Некоторые вопросы филоморфогенеза древесных и травянистых жизненных форм покрытосеменных. - Ботан.журн., 1976, 61, № 12, с.1680-1685.

Голубев В.Н. Об аналитико-синтетическом моделировании жизненных форм антофитов. - Успехи современной биологии, 1977, 84, в.2/5/ с.281-293.

Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. - М.: Наука, 1978. - 246 с.

Ефремова Л.Д. К эволюции семейства лютиковых. - Бюл.Моск.о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1978, 83, вып.2, с.121-128.

Завадский К.М. Вид и видообразование. - Л.: Наука, 1968. - 404 с.

Зиман С.Н. Обзор жизненных форм в сем. Ranunculaceae. I. - В кн.: Новости систематики высших и низших растений. Киев: Наук. думка, 1977, с.59-96.

Зиман С.Н. Биоморфологический анализ рода Anemone L. - Укр. ботан.журн., 1978, 35, № 2, с.113-121.

Камшилов М.М. Фенотип и генотип в эволюции. - В кн.: Проблемы эволюции, Новосибирск: Наука, 1972, т.2, с.28-44.

Козо-Полянский Б.М. Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение. - Тр. Воронеж.гос.ун-та, 1945, 13, вып.1, с.41-45.

Ковалов В.Г., Шаталкин А.И. Некоторые аспекты таксономического анализа. - Журн. общей биологии, 1969, 30, № 5, с.556-560.

Колесников Б.П. К систематике и истории развития лиственниц секции Pauciseriales Patschke. - Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1946, вып.2, с.321-354.

Кордюм Е.Л. Значение эмбриологии для решения вопросов систематики и филогении покрытосеменных растений. - В кн.: Проблемы эмбриологии, Киев: Наук. думка, 1971, с.196-216.

Кордюм Е.Л. К вопросу о таксономической и филогенетической оценке эмбриологических данных. - В кн.: Флора, систематика и филогения растений. Киев: Наук. думка, 1975, с.194-203.
Крашенинников И.М. Опыт филогенетического анализа некоторых евроазиатских групп рода Artemisia L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. - Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1946, вып.2, с.87-196.
Крашенинников И.М. Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразиатских групп полыней подрода Euartemisia. - Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1958, вып.3, с.62-128.
Культиасов М.В. Проблема становления жизненных форм у растений. - Проблемы ботаники, 1950, вып.1, с.250-263.
Культиасов М.В. Эколого-исторический метод в интродукции растений. - Бюл. Гл.бот.сада АН СССР, 1953, вып.15, с.24-39.
Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. - М.:Изд-во Моск.гос.ун-та, 1957. - 358 с.
Литвиненко О.И. Морфогенез и эволюционные взаимоотношения жизненных форм некоторых видов рода Aconitum L. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1977, 82, вып.4., с.68-78.
Любищев А.А. О некоторых новых направлениях в математической таксономии. - Журн.общей биологии, 1966, 27, № 6, с.688-696.
Майр Э. Популяции, виды и эволюция. - М.: Мир, 1974. - 460 с.
Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. - М.: Изд-во иностр. лит., 1954. - 440 с.
Мейен С.В. Современная палеоботаника и эволюционная теория. Природа, 1971, № 2, с.48-57.
Мейен С.В. Морфология проптеридофитов /"псилофитов"/ - Бюл. Моск.о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1978, 83, вып.2, с.96-107.
Меликян А.П., Мурадян Л.Г. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе Chrysantheminae/Asteraceae/. - Ботан.журн., 1975, 60, № 8, с.1123-1133.
Меницкий Ю.А. Использование количественных оценок сходства в систематике. - Ботан.журн., 1966, 51, № 3, с.354-371.
Петрова О.А. Некоторые данные о хромосомном составе. - В кн.: Злаки Украины. Киев: Наук. думка, 1977, с.19-22.
Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. - М.: Наука, 1964. - 482 с.
Пономарев А.Н. Некоторые аспекты антэкологических исследований. - Уч.зап.Ульянов. пед.ин-та, 1968, 23, № 3, с.7-13.
Пономарев А.Н. Предмет и некоторые аспекты антэкологии. - В кн.: Вопросы антэкологии. Л.: Наука, 1969а, с.43-45.
Пономарев А.Н. О роли суточной периодичности опыления в симпатрическом видообразовании у злаков. - В кн.: Вопросы антэкологии. Л.: Наука, 1969б, с.42-43.
Пономарев А.Н. О постановке и направлениях антэкологических исследований. - Уч. зап.Перм. ун-та, 1970, 206, с.30-35.
Попов М.Г. Род Cicer и его виды. К проблеме происхождения средиземноморской флоры /опыт морфологической и географической монографии/. - Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1929, 21, № 1, с.1-240.
Попов М.Г. Опыт монографии рода Eremostachys Bge. - Новые мемуары Моск. о-ва испыт. природы, 1940, т.19, с.166-210.
Попов М.Г. Род Erigeron в горах Средней Азии. - Тр. Ботан. ин-та АН СССР, 1948, сер.1, вып.7, с.7-44.
Попов М.Г. Основы флорогенетики. - М.: Изд-во АН СССР, 1963.- 135 с.

Покудин Ю.Н. О возможности использования данных антэкологии злаков для решения таксономических вопросов. - В кн.: Вопросы антэкологии. Л.: Наука, 1969, с.45-46.
Прокудин Ю.Н. Добові ритми цвітіння і мікроеволюція злаків.- В кн.: У з"їзд Укр.ботан.т-ва. Ужгород, 1972, с.32-36.
Прокудин Ю.Н. О комплексном биосистематическом изучении внутривидовой изменчивости дикорастущих злаков. - В кн.: У делег.съезда Всесоюз. ботан.о-ва: Тез.докл.: Наук.думка, 1973, с.142-146.
Прокудин Ю.Н. К вопросу о связи суточной ритмики опыления с видообразованием у злаков. - В кн.: Флора, систематика и филогения растений. Киев: Наук. думка, 1975, с.203-213.
Прокудин Ю.Н., Вовк А.Г., Петрова О.А. и др. Злаки Украины.- Киев: Наук. думка, 1977. - 518 с.
Ратнер В.А. О некоторых молекулярных критериях дивергенции, конвергенции и систематики. - В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1972, т.2, с.5-27.
Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. - М.: Сов.наука, 1952. - 391 с.
Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. - М.: Высшая школа, 1962. - 378 с.
Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. - М.: Наука, 1971. - 359 с.
Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. - В кн.: Новости науки и техники. Ботаника. М.,1972, т.1, с.84-169.
Серебрякова Т.И. К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1973, 78, вып.3,с.76-88.
Серебрякова Т.И. Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразования. - Бюл.Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1977, 82, вып.5, с.112-128.
Серебрякова Т.И., Полынцева Н.А. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде Aconitum L.- Бюл. Моск.о-ва испыт.природы. Отд. биологии, 1974, 79, вып.6, с.78-97.
Скворцов А.К. Что систематик ожидает от хемосистематика? - В кн.: Хемосистематика и эволюц. биохимия высших растений. М.,1979, с.74-79.
Смирнов Е.С. О выражении таксономического сходства. - Журн. общ.биологии, 1966, 27, № 2, с.191-195.
Смирнов Е.С. Таксономический анализ. - М.: Изд-во Моск.гос. ун-та, 1969. - 187 с.
Снигиревская Н.С. Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике. - Ботан. журн., 1971, 56, № 4, с.549-558.
Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. - М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. природы, 1948. - 301 с.
Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. - Л.: Изд-во Ленингр.гос.ун-та, 1954. - 214 с.
Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных.- М.-Л.: Наука, 1964. - 236 с.
Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. - М.-Л.: Наука, 1966. - 611 с.
Тахтаджян А.Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее.- Ботан.журн., 1970, 55, № 2, с.331-345.
Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. - М.: Наука, 1973. - 278 с.
Тихомиров В.Н. Об отражении некоторых особенностей эволюции покрытосеменных в филогенетической системе. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1972, 77, вып.2, с.73-87.

Тихомиров В.Н. О методологии современной систематики. - В кн.: Хемосистематика и эволюц. биохимия высших растений. М., 1979, 87-88.
Толмачев А.И. К истории развития и географического распространения рода Draba L. - Ботан.журн., 1957, 42, № 9, с.1446-1456.
Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. - 302 с.
Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Стебель и корень. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. - 352 с.
Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. - Л.: Наука, 1975. - 350 с.
Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. - Л.: Наука, 1979. - 295 с.
Федорончук Н.М. Монографический обзор родов Trinia Hoffm., Rumia Hoffm Ledebouriella Wolff /Apiacea /. Автореф. дисс. ... канд.биол.наук. - Л., 1978. - 23 с.
Цвелев Н.Н. О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд.биологии,1970, 75, вып.2, с.76-86.
Цвелев Н.Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции. - Бюл. Моск.о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1973, 78, вып.2, с.71-81.
Цвелев Н.Н. О направлениях эволюции вегетативных органов злаков /Poaceae/.- Ботан. журн., 1974, 59, № 9, с.1241-1253.
Цвелев Н.Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1977,82, вып.I, с.79-88.
Яковлев М.С. Гематогенез, зародышевый мешок и пыльцевое зерно /К проблеме происхождения Angiospermae /. - Ботан.журн.,1974, 59, № 12, с.1721-1727.
Bolick Margaret R. Taxonomic, evolutionary and functional considerations of Compositae pollen ultrastructure and Sculpture. - Plant Syst. and Evol., 1978, 130, N 3-4, p. 209-218.
Cronquist A. The status of the general system of classification of flowering plants. - Ann. Missouri Bot. Garden, 1965, 52, N 3, p. 32-34.
Halle F., Oldemann R.A.A. Essai sur l'architecture et la dinamique de croissance des arbres tropicaux. - Paris, 1970. - 240 p.
Schmid E. Die Erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen. - Schweiz. Bot. Ges., 1963, Bd.73, s. 276-324.
Sokal R.R. and Sneath P.H.A. Principles of numerical taxonomy. - W.H.Freeman a. C°. San Francisco a. London, 1963. - 320 p.

С.Н.Зиман
Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФИЛОГЕНИИ /НА ПРИМЕРЕ СЕМЕЙСТВА RANUNCULACEAE JUSS. /

Учение о жизненных формах высших растений в последние годы все больше выходит из классических рамок экологической морфологии, в пределах которой сформировалась советская биоморфологическая шко-

ла. Это связано, по-видимому, с изменением взглядов на объект от рассмотрения жизненных форм у высших растений как типов приспособлений к условиям среды /Алехин, 1938; Лавренко, Свешникова, 1965; Шенников, 1965; Warming, 1881; Raunkiaer, 1907/ к их пониманию как эволюционно-исторического и эколого-географического явления/Серебряков, 1955; Серебряков, Серебрякова, 1967, 1972; Зозулин, 1958, 1961, 1976; Голубев, 1959, 1965, 1977; Юрцев, 1976 и др./.

Ссылаясь на достаточно полные обзоры истории изучения жизненных форм высших растений /Серебряков, 1954, 1962; Серебрякова, 1972 Голубев, 1965, 1977; Юрцев, 1976, Szujko-Lacza, Fekete, 1969-1972 и др./, отметим современную тенденцию перехода от познания многообразия жизненных форм и их классификации к эволюционным исследованиям.

Именно теперь, включившись в разработку самой актуальной /и самой сложной/ проблемы эволюции, биоморфология оказалась на стыке нескольких разделов ботаники, а жизненные формы стали, по выражению Б.А.Юрцева /1976/, одним из ее узловых объектов.

Необходимость и перспективность изучения эволюции жизненных форм в конкретных таксонах рассматривали М.В.Культиасов /1950/, И.Г.Серебряков /1955, 1968/, В.Н.Голубев /1959, 1965/ и другие, а одним из первых исследований таксона с включением анализа жизненных форм и их генетических связей была обработка М.Г.Поповым рода Cicer /1929/.

Но пора активного обсуждения генезиса жизненных форм в пределах родов и семейств высших растений пришла намного позже - в 50-60-е и особенно 70-е годы. В связи с опубликованными обзорами мы не анализировали и даже не перечисляли работы такого плана. Ограничимся несколькими примерами монографических обработок - родов Rosa L./Хржановский, 1958/, Potentilla L. /Голубев, 1965/, семейства Poaceae Barnhart/Серебрякова, 1971/.

Современные исследования жизненных форм в таксонах характеризуются большой детальностью, в том числе привлечением к анализу признаков динамической морфологии /онтоморфогенез, побегообразование/, а в последнее время - анатомических и других данных микроструктуры растений. Зато типологизация, т.е. отнесение к одной форме растений различных систематических групп по одному или немногим признакам, сегодня тормозит развитие эволюционно-морфологических исследований таксонов.

Эволюция жизненных форм изучалась в значительной степени от-

...енно от эволюции таксонов и познания общих закономерностей развития и дифференциации высших растений. В результате отрыва рассмотрения признаков вегетативных органов от изучения генеративной сферы создавалось впечатление, что жизненные формы - особые морфоструктуры, которым присуще конвергентное развитие на фоне общей дивергенции растительного мира.

Но морфологические признаки вегетативных органов высших растений, характеризующие в совокупности их жизненные формы, - составная часть общей характеристики высших растений, а их генезис неотделим от процессов видообразования и дифференциации таксонов.

Следует отметить, что виды и другие таксономические единицы в систематике традиционно различаются по элементам цветка и плода, эти же признаки учитываются соответственно и при разработке эволюционных схем и построений.

Между тем многие параметры биоморфоструктуры диагностичны - на уровне родов, секций, рядов, реже видов. Мы убедились в этом, обрабатывая семейство Caryophyllaceae Juss. для "Определителя растений Украины", а также исследуя жизненные формы в семействе Ranunculaceae Juss. и роде Achillea L. /Зиман, 1976, 1977а,б, 1978, 1979, 1980/. Поэтому полагаем целесообразным использовать константные качественные признаки вегетативных органов /структуры, цикличности, способов возобновления и ветвления надземных побегов, строения подземных побегов и корневых систем/ для сравнения и разграничения таксонов.

Проведя анализ жизненных форм у всех 65 родов семейства лютиковые, мы сочли возможным объединить растения со сходными чертами генеративных органов и биоморфоструктуры в биоморфологические группы. Поскольку эти группы включают растения одного рода, секции или ряда и характеризуются чаще всего близкими экологическими условиями и общими или смежными ареалами, их можно рассматривать как естественные группы растений общего или близкого происхождения и использовать при изучении эволюционных отношений как эволюирующие единицы.

В своем преимущественном большинстве биоморфогруппы лютиковых совпадают с родами, подродами, секциями или рядами, т.е. являются надвидовыми категориями, неравнозначными жизненным формам семейства. Последние у лютиковых, как и в других таксонах высших растений, характеризуются полным набором статистических и особенно динамических признаков вегетативных органов и, как справедливо пола-

гает В.Н.Голубев /1973/, тождественны видам и внутривидовым таксономическим подразделениям.

Нам представляется целесообразным изучение жизненных форм дл познания видовой и внутривидовой дифференциации, а биоморфогрупп для выяснения филогенетических связей на межродовом и внутриродовом уровне. Если жизненные формы характеризуют общее современное состояние вегетативных органов высших растений, то биоморфогруппы дают, по нашему мнению, представление о таксономическом уровне биоморфологической дифференциации и служат в значительной мере показателем эволюционного состояния таксонов, в состав которых они входят.

Наличие в пределах секций и рядов нескольких биоморфогрупп растений, отличающихся чаще всего также по экологии и географии /например, у родов Aconitum L., Anemone L. и др./, - свидетельство дифференциации таксонов, уже происшедшей внутри их, но еще н отраженной в морфологии генеративных органов.

Несмотря на то, что биоморфоструктуры у многих родов и внутр родовых единиц диагностичны вне явной связи с современной экологи ей, наш сопряженный эколого-морфологический анализ показал наличи корреляций между морфологией вегетативных органов и средой. Этим было подтверждено адаптационное значение многих признаков вегетативных органов. Например, все лютиковые с розеточными моноцикличе скими надземными побегами - гигрофиты-гелиофиты /представители ро дов Ranunculus L. и др./. Сочетаясь с розеточной структурой, од ноцветковые генеративные побеги чаще всего отражают при:уроченност растений к экстремальным условиям /арктические или высокогорные обитания - Anemone richardsonii Hook., Trollius acaulis Lindl. и др./.

Жизненные формы кистекорневых лютиковых разнообразны, биомор фоструктура этих растений более или менее четко коррелирует со ср дой. Наличие стержневой корневой системы, как оказалось, обусловл вает консерватизм всей биоморфоструктуры на фоне широкой экологич ской амплитуды. Так, растения крупных родов Aquilegia L. и Puls tilla Mill. со стержневой корневой системой относятся к немногим жизненным формам и почти все их биоморфологические группы мно говидовые.

Для выяснения основных черт эволюции таксонов перспективным является проведение в рамках сравнительно-морфологических исследований, их эколого-географического и историко-географического ана-

ния с привлечением палеогеографических и палеоботанических данных об истории развития материков, горных систем, флор. При этом обращается внимание на ареалы растений в соответствии с положением В.Н.Голубева /1965/ о том, что ареал - показатель всех экологических и биологических возможностей вида, родовой и видовой эндемизм по А.И.Толмачеву /1974/ - отражение возраста и степени самобытности флор, а также реликтовые явления, так как, согласно Б.А.Юрцеву /1976/, по биоморфам реликтовых элементов можно судить о ландшафтно-климатических условиях минувших геологических эпох.

В результате проведенных исследований нами сформулировано предположение о том, что семейство лютиковые является продуктом древней умеренной флоры Восточной Азии и связано в своем происхождении с горными лесами. Здесь, в Восточной Азии, уровень родового и видового эндемизма самый высокий, Локальными ареалами обладают 70% всех видов лютиковых и треть родов, распространенных в этой области, причем на Восточноазиатскую флористическую область приходится почти половина эндемичных родов семейства. Все они моно- или олиготипные, т.е. обособлены в систематическом отношении. Для нас самое примечательное заключается в том, что растения этих эндемичных родов /Calathodes Hook.et Thom., Souliea Franch.,Kingdonia Balf.et Smith. и др./ произрастают в близких условиях /горные леса умеренного климата/, характеризуются сходными чертами биоморфоструктуры, несмотря на принадлежность к различным трибам и подсемействам.

Нами высказаны также гипотезы о приблизительном времени,районах и условиях возникновения исходных групп большинства родов семейства. Например, мы полагаем самым древним из ныне живущих лютиковых род Caltha L. , датируя его дифференциацию ранним палеогеном. Несмотря на это, многие его представители, обитающие в северном полушарии /секция Caltha Prantl/, являются эволюционно молодыми и характеризуются непрекращающимися эволюционными процессами.

Род Trollius L., принадлежащий к одной с Caltha трибе Trollieae Langlet,возник, по-видимому, намного позже, в конце неогена, на границе Восточноазиатской области и Центральноазиатской подобласти /Юннаньский и Памиро-Алайский центры/ в горно-лесных обитаниях. Расселение растений могло идти по горным хребтам в нескольких направлениях вплоть до голоцена, а дифференциация была медленной /в связи с непрекращающимися процессами гибридизации/ и не везде закончилась.

Как видно из приведенных фрагментов результатов наших исследований, биоморфологический и историко-географический анализы помогают разобраться в несовпадении понятий возраста и эволюционного состояния групп растений. Чем выше ранг биоморфологической дифференциации /расхождение признаков вегетативных органов на уровне рода, трибы и др./, тем древнее таксоны. Но абсолютно древние таксоны могут быть эволюционно молодыми, и наоборот. Маловидовые биоморфогруппы обычно эволюционно древние, их растения характеризуются комплексами примитивных признаков, обладают узкими или прерывистыми ареалами, находятся в экстремальных условиях. Биоморфогрупп объединяющие большое количество видов, имеют широкие, перекрывающиеся ареалы, широкую экологическую амплитуду, вариабельные морфологические признаки. Они чаще всего эволюционно молодые.

В последние десятилетия в эволюционной систематике растений все больше применяются исследования кариотипа, анатомических особенностей тканей органов, пыльцевых зерен и др. В результате этого в классические морфологические схемы вносятся поправки и изменения. Каждая группа исследований дает в итоге свою шкалу эволюционной значимости признаков, которые можно применить при комплексном анализе филогенетических связей родов, триб и других таксономических категорий.

Из-за различных темпов эволюции координационных систем у высших растений, в том числе их различных органов, определение общего эволюционного состояния, сопоставление степени продвинутости признаков макро- и микроморфоструктуры часто затруднительно. Поэтому для таксономии и особенно филогении нам представляется более реальным установление эволюционных взаимосвязей отдельных признаков вегетативных органов у близкородственных растений, чем предположение генезиса их различных сочетаний - жизненных форм. Таким образом, мы предполагаем вместо изучения эволюции жизненных форм использовать в филогении эволюционные тенденции отдельных признаков вегетативных органов.

Анализ онтоморфогенеза, т.е. изменения биоморфоструктуры растений с возрастом, особенно на ранних стадиях развития, почти единственный способ разработки эволюционной шкалы признаков вегетативных органов. Он основывается на биогенетическом законе Геккеля-Мюллера и заключается в том, что признаки вегетативных органов, наличествующие у всходов и ювенильных растений, а у взрослых растений отсутствующие, считаются для данной группы растений примитивными.

Таким образом, при выявлении эволюционных тенденций внутри таксона сравниваются константные признаки не только взрослых, но и ювенильных растений.

Считают /Васильченко, 1936, 1938; Gomes-Campo, Tortosa, 1974 и др./, что эволюционное значение имеет форма семядольных листьев, форма первых настоящих листьев и другие признаки всходов, так как их органы, формирующиеся внутри семени, в консервативных условиях способны отражать древние черты изучаемой группы растений.

Обсуждение выводов по эволюции вегетативных органов, генеративных органов, анатомических, кариологических и цитологических признаков в семействе лютиковые даст возможность в определенной степени по-новому решить проблему филогении этого семейства, пересмотреть генетическую структуру и взаимоотношения его подразделений /подсемейств, триб, родов/. Нами устанавливаются группы растений, наиболее близкие к анцесторам родов, пересматриваются внутриродовые связи, выделяются консервативные группы растений и группы с энергетичным формообразованием. Например, сравнительный анализ рода Anemone G. / Зиман, Савицкий, 1980/ показал диагностичность признаков плода на фоне однообразного строения цветка, наличие нескольких типов пыльцевых зерен и различных кариотипов, а также большое разнообразие биоморфоструктур /растения со стержневой и кистевой корневой системой, короткими и длинными корневищами, столонами и клубнями, безрозеточными и розеточными надземными побегами и др./. Рассмотрев эволюционное состояние всех групп (секций и родов), входящих в состав данной подтрибы, мы выделили три уровня продвинутости и предложили для нее схему филогенетических связей.

Нами подтвержден вывод, сделанный ранее /Зиман, 1978/, о наибольшей близости к анцестору рода Anemone подсекции Himalajicae (Ulbr.) Tam. из секции Omalocarpus DC. Эта группа в пределах рода характеризуется значительным количеством примитивных признаков. Кроме того, ей присущ самый высокий уровень эндемизма и локализует в Юго-Западном Китае /провинции Юннань, Сечуань, прилегающие территории/, где распространена почти треть видового состава Anemone относящаяся к шести секциям /из II/. На Юннаньском нагорье, одной из древнейших горных систем мира, флора считается /Федоров, 1957; Грубов, Федоров, 1964/ очень древней, мало изменившейся с третичного периода. Отсюда растения могли распространяться по хребтам в составе общей горно-умеренной флоры на запад в Центральную

Азию, Европу, на восток /Северная Америка/, а также в Южное полушарие.

Самые древние растения рода Anemone развивались, по-видимому, тенистых условиях горных лесов. Оттуда некоторые первичные группы распространились в открытые обитания высокогорья, где часть их сохранилась в малоизмененном состоянии. Совокупность у этих растени древних признаков биоморфоструктуры /моноподиальное возобновление и особенно стержневая корневая система/ была консервативной и тормозила повышение общего эволюционного уровня.

Развитие у взрослых особей других групп горно-лесных растений симподиального возобновления надземных побегов /предки секций Anemoclema Wang, Rivularidium Jancz. / и развитие кистевой корневой системы /предки секций Anemone, Omalocarpus и др./ благоприятствовали распространению на всех континентах, расселению в низкогорье и на равнины, одновременно стимулировали формирование разнообразных плодов, листьев и др.

Такой анализ будет проведен нами в ближайшем будущем для все таксономических подразделений семейства лютиковые. Тогда и будут сделаны выводы более общего плана. На данном этапе мы полагаем уместным высказать только одно предположение - о скоррелированности развития морфоструктур исследуемых растений. Биоморфоструктуры выполняют при этом роль как бы посредника в связи с приспособительным к условиям среды характером. Это не исключает некоторую мозаичность эволюции различных признаков и общее представление об их разновозрастности.

Алехин В.В. География растений. М.: Гос.изд-во Наркомпроса РСФСР, 1938. - 328 с.

Васильченко И.Т. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. - Тр.Ботан.ин-та АН СССР, 1936, сер.3, вып.3, с.7-66.

Васильченко И.Т. О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений. - Сов.ботаника, 1938, № 3, с.119-140.

Голубев В.Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией. Ботан.журн., 1959, 44, № 12, с.1704-1716.

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ Лесостепи. - М.: Наука, 1965.- 287 с.

Голубев В.Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений. - Ботан.журн., 1973, 58, № 1, с.3-10.

Голубев В.Н. Об аналитико-синтетическом моделировании жизненных форм антофитов. - Успехи совр. биологии, 1977, № 2/5/, с.281-293.

Грубов В.И., Федоров Ан.А. Флора и растительность Китая. - В кн.: Физическая география Китая. М.: Мысль, с.324-428.

Зозулин Г.М. К вопросу о путях и направлениях эволюции жизненных форм растений. - Бюл.Моск.о-ва испыт.природы. Отд.биологии,I958, 63, № 6, с.8-I2.

Зозулин Г.М. Система жизненных форм высших растений. - Ботан. журн., I96I, 46, № I, с.3-20.

Зозулин Г.М. Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане. - Тр. Моск.о-ва испыт.природы, I976, т.42, с.45-54.

Зиман С.Н. Жизненные формы в семействе Caryophyllaceae флоры Украины. - В кн.: Новости систематики высших и низших растений. Киев: Наук. думка, I976, с.I33-I50.

Зиман С.Н. Обзор жизненных форм в сем. Ranunculaceae. Helleboroideae, Isopyroideae, Coptidoideae. - В кн.: Новости систематики высших и низших растений. Киев: Наук. думка, I977, с.59-96.

Зиман С.М. Біоморфологічний аналіз роду Anemone.- Укр.ботан. журн., I978, 35, № 2, с.II3-I2I.

Зиман С.Н. Жизненные формы высокогорных лютиковых /Ranunculaceae /. - Экология и биология высокогорных растений. Сер.Пробл.ботаники. I979. I4. вып.2. с.55-62.

Зиман С.Н., Кульгиасов М.В. Проблема становления жизненных форм у растений. - Пробл. ботаники, вып.I, I950, с.250-263.

Савицкий В.Д., Лавренко Е.М., Свешникова В.М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков. - Журн. общ. биологии, I965, 26, № 3, с.26I-275.

Попов М.Г. Род Cicer и его виды. - Тр. по прикл. ботанике и селекции, I928, 2I, № I, с.I-240.

Серебряков И.Г. Биолого-морфологический и флорогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. - Уч.зап.Моск.гор.пед.ин-та им.В.П.Потемкина, I954, 37, № 2, с.98-I06.

Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. - Бюл.Моск.о-ва испыт.природы. Отд. биологии, I955, 60, № 3, с.7I-90.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. - М.: Высшая школа, I962. - 377 с.

Серебряков И.Г. Эволюция жизненных форм растений в отдельных таксонах покрытосеменных. - В кн.: Всесоюз.межвуз.конф. по морфологии растений: Тез. докл. М., I968, с.I4-I6.

Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений. - Ботан.журн., I972, 57, № 5, с.4I7-437.

Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. В кн.: Итоги науки и техники. Сер.ботан. М., I972, с.84-I69.

Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. - М.: Наука, I97I. - 356 с.

Федоров А.А. Флора Юго-Западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. - В кн.: Десять лет со дня смерти В.Л.Комарова. - М.-Л.: Наука, I957, с.24-50.

Хржановский В.Г. Розы. Филогения и систематика. - М.: Сов.наука, I958. - 497 с.

Шенникова А.П. Экология растений. - М.: Сов.наука, I950. -375с.

Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники.- Тр. Моск.о-ва испыт.природы, I976, 42, с.9-43.

В.И.Трифонова
Ботанический институт им. В.Л.Комарова АН СССР, Ленинград

АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ /НА ПРИМЕРЕ ТРИБЫ DELPHINEAE WARMING СЕМЕЙСТВА RANUNCULACEAE JUSS /

В систематике наряду с данными внешней морфологии, географии палинологии, кариологии и анатомии древесины все больше используются такие признаки, как анатомическое строение черешка, плода, семени и семенной кожуры.

Как известно, структура спермодермы относится к разряду константных и необратимых структур растительного организма. Изучение анатомического строения семенной кожуры ряда семейств цветковых растений различного филетического уровня показало, что в одних случаях оно является однотипным для всего семейства, а в других - может варьировать в пределах рода. Таким образом, особенности строения семенной кожуры могут служить надежным таксономическим критерием для разделения таксономических категорий различного уровня и выявления филетических связей между ними.

Данный признак привлек внимание ботаников еще в конце XIX в. Довольно точные сведения о структуре спермодермы представителей многих семейств цветковых растений можно найти уже в работах Лоде /Lohde, 1874а,б/, Годфрена /Godfrin, 1880/, Бранца /Brandza, 1889, 1891а,б/, Лонэ /Loney, 1901, 1907, 1908/ и др.

Но только в 30-е годы после выхода в свет фундаментальной сводки Нетолицкого /Netolitzky, 1926/ появились исследования, в которых делались попытки использовать особенности анатомического строения семенной кожуры для решения спорных вопросов систематики /Алявдина, 1926, 1930; Зажурило, 1940, 1941; Александров и Александрова, 1935, 1944; Cernohorsky, 1947; Singh, 1964/. Сведения о структуре спермодермы и ее диагностическом значении содержатся и в современных руководствах и учебниках /Тахтаджян, 1948, 1954а,б 1966, 1970; Цингер, 1958; Esau, 1953, 1960; Cronquist, 1968, 1971; Corner, 1976/. Так, А.Л.Тахтаджян в книге "Основы эволюционной морфологии покрытосеменных" /1964/ подчеркивает, что "для изучения филогенетических взаимоотношений ряда семейств и родов покрытосеменных изучение спермодермы может иметь во многих случаях очень большое значение" /с.165/.

Однако до последнего времени изучению семенной кожуры уделялось недостаточно внимания. Только в 60-е годы вновь возник интерес этой важной проблеме и появился ряд статей /Vaughan, 1956, 1969, 1971; Меликян, 1964а,б, 1967-1973; Bouman, 1971а,б, 1972, 1974; Трифонова, 1971, 1973, 1974, 1975; Морозова, 1973 и др./, в которых рассматривается возможность применения данных анатомического строения семенной кожуры для разделения видов даже в тех случаях, когда морфологические признаки оказываются недостаточно четкими и делаются попытки выявления филетических связей между различными таксономическими категориями.

Сведения о строении семенной кожуры представителей семейства Ranunculaceae Juss. довольно скудны и отрывочны. Данные общего порядка можно найти в уже упоминавшихся ранее работах Годфрена, Лоне и Нетолицкого. Более подробно анатомические особенности строения семенной кожуры нескольких представителей этого семейства рассматриваются в современных работах /Kapil a.Jalah, 1962; Jalah, 1960; Vijayaraghavan, 1963; Bhandari, 1963 и в уже указанных работах Трифоновой и Морозовой. Еще меньшего внимания ботаников-анатомов удостоились представители трибы Delphineae Warming. Из всех упомянутых работ только в двух из них сообщаются новые данные о видах данной трибы. Так, Годфрен приводит описание и рисунки семенной кожуры Delphinium staphysagria L.и Aconitum napellus L., а Лоне - двух видов рода Consolida (DC.) S.F.Gray и нескольких видов родов Aconitum L.и Delphinium L. В более поздней сводке Нетолицкого мы находим описание трех представителей этой трибы из изученных уже ранее.

После ознакомления с цитированными выше работами мы пришли к выводу, что семенная кожура у представителей трибы Delphineae Warming имеет довольно своеобразное строение. Полагая, что данный признак может оказаться важным для систематики исследуемой группы растений, мы предприняли изучение семян представителей всех ее родов. Наиболее полно были изучены семена двух родов: Consolida (DC.)S.F.Gray и Aconitella Spach. Были исследованы семена у всех видов этих родов, произрастающих на территории СССР, а также у ряда зарубежных видов. Таким образом, для рода Consolida нами были исследованы представители всех пяти секций, выделенных Гутом /Huth, 1895/, а для родов Delphinium L.и Aconitum L., основные представители более крупных таксономических категорий - подродов.

Как известно, дополнительными таксономическими признаками в семействе Ranunculaceae Juss. могут служить также форма семени и характер его поверхности /Tamura,1965/.

Триба Delphineae Warming включает в себя четыре рода: Aconitum, Delphinium, Consolida, Aconitella. Они представлены однолетними и многолетними травянистыми растениями с зигоморфными цветками и многосемянными листовками, количество которых колеблется от I до 7.

Семена, как правило, обратнопирамидальные, трехгранные, реже другой формы /бочковидные или шарообразные/, иногда крылатые, но чаще без крыльев. Поверхность семени гладкая или морщинистая, чешуйчатая или пластинчатая. Наличие или отсутствие крыльев, как и характер поверхности, достаточно хороший признак для разделения групп видов. Гут /Huth,1895/ - монограф рода Delphinium L.s lat/ включавший в него и Consolida и Aconitella разработал классификацию семян. Позднее Лонэ, исследовавший строение перикарпия и семенной кожуры в семействе Ranunculaceae Juss., использовал особенности поверхности семян для разделения двух групп растений с многосеменными листовками.

Семя в поперечном сечении трехгранное или овальное с тонкой семенной кожурой. Строение семенной кожуры у исследованных нами родов довольно однотипно и характеризуется следующими примитивными признаками: наличием двух интегументов с доминирующим многослойным наружным интегументом, малой дифференциацией внутренних тканей и относительно хорошей сохранностью паренхиматических клеток. В то же время наличие эпидермальных выростов разнообразных по форме, происхождению и размерам и гидрофильного содержимого во внутренних слоях спермодермы свидетельствует об определенной ее продвинутости.

Нами найден ряд новых диагностических признаков, важных как для характеристики отдельных видов, так и более крупных таксономических групп. Было установлено, что роды хорошо различаются по форме клеток наружной эпидермы наружного интегумента и расположению гидрофильного содержимого. А такие признаки, как толщина спермодермы, количество слоев наружного интегумента, форма и размеры клеток наружной эпидермы наружного интегумента, как и других слоев, использовались нами для разделения видов. Интересно отметить что еще в 1880 г. Годфрен обратил внимание на характер утолщений клеточных стенок наружной эпидермы наружного интегумента и испол

новал этот признак для разделения на группы исследованные им двенадцать видов различных родов данного семейства. Подобное деление оказалось довольно искусственным, как любое основанное на одном единственном признаке, и привело к тому, что такие близкие роды, как Aconitum L. и Delphinium L.,оказались в разных группах.

Результаты проведенных нами исследований подтвердили правильность деления на секции рода Consoliola, предложенного Гутом /1895/ по крайней мере для представителей трех секций, произрастающих на территории СССР и достаточно широко здесь представленных, а также правильность выделения самой молодой и эволюционно продвинутой группы видов со шлемообразным верхним чашелистиком в самостоятельный род Aconitella.

Анализируя полученные данные, мы пришли к выводу, что эволюция семенной кожуры шла в направлении сокращения слоев спермодермы и уменьшения ее толщины, а также дифференциации двух основных функций /всасывающей и защитной/ с одновременным усилением последней. Таким образом, функцию защиты семени несет в основном только наружная эпидерма наружного интегумента. Это нашло отражение в изменении формы и размеров клеток: от крупных тангентально вытянутых со слабо утолщенными наружными стенками к более мелким радиально вытянутым клеткам с сильно утолщенными наружными стенками, а также в уменьшении и перемещении гидрофильного содержимого во внутренние слои. Остальные слои обоих интегументов кроме внутренней эпидермы внутреннего интегумента довольно сильно деформированы.

С другой стороны, переход от гладких и морщинистых семян к крылатым и чешуйчатым обеспечило их более широкое распространение и повысило их жизнеспособность /Малютин, 1973/. Эти изменения коррелируются с изменениями экзоморфных признаков. От мезофитных высокостебельных многолетних растений отделились сначала ксерофитные многолетки, а затем возникли однолетние виды с более продвинутым строением цветка. Так, многолетний род Aconitum с морщинистыми и уже крылатыми семенами по форме тангентально вытянутых клеток со слабо утолщенными стенками наружной эпидермы наружного интегумента и расположению гидрофильного содержимого как в наружных, так и во внутренних слоях близок к представителям наиболее примитивных подродов рода Delphinium - Delphinastrum (DC.)W.T.Wang и Olygophyllon Dimitrova ,имеющих семена уже самых разнообразных форм.

У Delphinium peregrinum L. - представителя более молодой группы этого рода семена уже только чешуйчатые, а клетки наружной эпидермы наружного интегумента, хотя еще и тангентально вытянуты, но уже с заметно большими утолщениями на наружных стенках.

К этому подроду наиболее близки представители секции Macrocerpae (Huth ex N.Busch)Kem.-Nath.рода Consolida(DC.)S.F.Fray с чешуйчатыми или пластинчатыми семенами, характерными для всего рода и сильно утолщенными клетками наружной эпидермы наружного интегумента. Функцию захвата и переноса воды в данной секции все еще выполняют как наружные, так и внутренние слои спермодермы, богатые гидрофильным содержимым.

Представители секции Consolida характеризуются более разнообразным строением семенной кожуры - менее компактной, чем в секции Macrocerpae . Клетки наружной эпидермы наружного интегумента уже скорее радиально, чем тангентально, вытянуты, небольшое количество гидрофильного содержимого находится в основном во внутренних слоях спермодермы.

Секция Brevipedunculatae (Huth ex N.Busch) Kem.-Nath., представленная ксерофитными видами, по строению семенной кожуры занимает обособленное положение. От обеих предыдущих секций и рода Aconitella она отличается характером утолщений клеточных стенок наружной эпидермы. С другой стороны, она близка к видам секции Consolida расположением и количеством гидрофильного содержимого.

В наиболее молодой группе видов /роде Aconitella / защитную функцию несут сходные по форме с клетками представителей рода Consolida(DC.)S.F.Gray клетки наружной эпидермы наружного интегумента с сильно утолщенными наружными стенками. Функцию всасывания воды несут внутренние слои спермодермы с небольшим количеством гидрофильного содержимого.

В результате сравнения признаков внешней морфологии, анатомического строения семенной кожуры и черешка, основных чисел хромосом и их морфологии были уточнены родственные связи и сделана попытка проследить пути эволюции в трибе Delphineae Warming. От растений с черешками радиального типа с большим количеством проводящих пучков, семенной кожурой с еще неясно выраженным разделением функций спермодермы и с основным числом хромосом равным восьми /Aconitum L. и Delphinium подроды Delphinastrum (DC.)W.T.Wang и Oligophyllon Dimitrova/ через ряд переходных форм эволюция приве-

ия к возникновению рода Aconitella с трехпучковыми черешками уже дорзивентрального типа, с дифференцированной семенной кожурой и меньшим основным числом хромосом /n = 6/.

Александров В.Г., Александрова О.Г. Анатомия цветка, плода и семени гороха /род Pisum Tousw. /. Опыт сравнительно-морфологического изучения культурных растений. - М.-Л., Сов. наука, 1935. -

Александров В.Г., Александрова О.Г. О структуре семенной кожуры /спермодермы/ зерновки пшеницы и о протандрии. -Докл.АН СССР, 1941, 42 № 2, с.89-93.

Аляндина А.А. Таблица для определения плодов и семян сорных и культурных видов Cruciferae Европейской части СССР, в частности ЦЧО. - Бюл. Воронеж. о-ва естествоиспыт., 1925, № 1, с.81-88.

Аляндина А.А. Значение анатомии плодов и семян для систематики Cruciferae. - Журн. Русск. о-ва ботан., 1931, № 16, с.85-100.

Зажурило К.К. К классификации орнитохорных плодов и семян.- Журн. Русск.ботан.о-ва, 1931, № 16, с.169-189.

Зажурило К.К. К анатомии семенных оболочек Magnoliaceae Liriodendron tulipifera-Бюл.Воронеж. о-ва естествоиспыт., 1940, 1, № 1, с.33-40.

Малютин Н.И. Филогения и систематика рода Delphinium L.- Ботан.журн., 1973, 58, № 12, с.1710-1722.

Меликян А.П. О возможности применения признаков строения спермодермы для систематики нимфейных. - Изв. АН АрмССР. Биол.науки, 1964а, 17, № 1, с.73-79.

Меликян А.П. Сравнительная анатомия некоторых представителей семейства Nymphaeaceae. - Ботан.журн., 1964б, 49, № 3, с.432-436.

Меликян А.П. Некоторые корреляции в строении зародыша и семенной кожуры у нимфейных. - Уч.зап.Ереван.ун-та. Естеств.науки, 1967, № 1,с.102-114.

Меликян А.П. Положение семейств Buxaceae и Simmondsiaceae в системе. - Ботан.журн, 1968а, 53, № 8, с.1043-1047.

Меликян А.П. Значение признаков анатомического строения семенной кожуры для видовой таксономии /на примере рода Alisma/. - Уч.зап.Ленингр. ун-та, 1968б, № 2, с.158-161.

Меликян А.П. К систематике порядков Cercidiphyllales и Trochodendrales. - Молодой науч.работник Ереван.ун-та, 1969, № 2, с.116-124.

Меликян А.П. Место в системе и филогенетические связи семейства Ceratophyllaceae. - Флора и раст.ресурсы АрмССР, 1970, № 5, с.69-83.

Меликян А.П. Анатомическое строение спермодермы представителей родов Liquidambar L.и Altingia Nor. в связи с их систематикой. - Биол. журн.Армении, 1971а, 24, № 10, с.50-55.

Меликян А.П. Значение анатомического строения спермодермы для систематики и филогении цветковых растений. - В кн.: Первое Моск. совещ. по филогении растений. М., 1971б, с.44-45.

Меликян А.П. О признаках примитивности и специализации в типах семенных покровов цветковых растений. - Докл. АН АрмССР,1972а, 55, № 4, с.239-243.

Меликян А.П. О месте родов Rhodoleia, Exbucklandia и C[illegible]lia в системе семейства Hamamelidaceae. - Биол.журн.Армении, 1972б, 25, № 3, с.104-105.

Меликян А.П. Анатомия семенной кожуры Hamamelidaceae и близких семейств в связи с их систематическими взаимоотношениями. -Ботан.журн., 1973а, 58, № 3, с.350-359.

Меликян А.П. Сравнительная анатомия семенной кожуры Hammame lidales и близких порядков в связи с их систематикой: Автореф.ди ... д-ра биол.наук. - Ереван, 1973б. - 52 с.
Морозова Н.С. Сравнительно-анатомическая характеристика семенной кожуры некоторых видов Caltha L. - Ботан.журн., 1973, 58 № 4, с.523-528.
Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. - М., Сов.наука, 1948. - 307 с.
Тахтаджян А.Л. Происхождение покрытосеменных. - М., Сов.наука, 1954а. - 96 с.
Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. - Сов.наука, 1954б. - 212 с.
Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. - М., Наука, 1964. - 236 с.
Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. - М., Наука, 1966. - 610 с.
Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растени М., Наука, 1970с. - 141 с.
Трифонова В.И. Сравнительно-анатомическая характеристика семенной кожуры рода Arabidopsis Heynh. - Ботан.журн., 1971, 56, № с.1161-1168.
Трифонова В.И. Биосистематическое исследование кавказских видов Consolida /DC./S.F.Gray. - Ботан.журн., 1973, 58, № 4, с.50 518.
Трифонова В.И. О находке Consolida grandulosa/Boiss.et Huet Bornm. в Армянской ССР. - Ботан.журн., 1974, 59, № 3, с.394-398
Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., Наука, 1958. - 212 с.
Bhandari N. Embriological investigations on the families Ranunculaceae, Winteraceae and Magnoliaceae. - Ph.D.Thesis, Delhy University, 1963, p. 28-36.
Boumen F. The application of tegumentary studies and taxonomic phylogenetic problem. - Ber.Dtsch.bot.ges., 1971a, 84, N 3-4, p. 169-177.
Boumen F. Integumentary studies in the Polycarpyceae.1.- Act bot. Neerl., 1971b, 20, N 6, p. 565-569.
Boumen F. Integumentary studies of the Polycarpiceae. 2. - Acta bot. Neerl., 1972, 21, N 6, p. 617-629.
Boumen F. Development studies of the ovule, integuments and seeds in some angiosperms. - Univ. Amsterdam, 1974, p. 410.
Brandza M.M. Development des integuments de la graine. - Rev. gen. bot., 1891, N 3, p. 32-41.
Brandza M.M. Development des teguments de la graine Magnoliaceae. - Rev. bot. gen., 1891, N 25, p. 113-115.
Cernohorsky Z. Graines des Cruciferae de Boneme. - Opera Bot. Cech., 1947, N 5, p. 21-25.
Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. - Boston, 1968. - 128 p.
Corner E. The seeds of dicotyledons. 1976.
Esau K. Plant anatomy. 1953.
Esau K. Anatomy of seed plants. N.Y., L., 1960.
Codfrin J. Etude historique sur les teguments seminaux des angiosperms, 1880. - 112 p.
Huth E. Monographie der gattung Delphinium. - Bot.Jahrb., Syst. Pflanz. 1895, N 20, p. 322-499.
Jalan S. The floral morphology and embryology of Caltha palustris. - Symp. Plant Embryology Abstracts, New Delhi, 1960.
Kapil R.N., S. Jalan. Studies in family Ranunculaceae. -1. Plant Embryology Symp. CSIR, New Delhi, 1962, p. 205-214.

Lohde G. Uber die Entwickelungsgeschichte und Bau einiger Samenschalen. Hamburg, 1874a.
Lohde G. Entwickelungsgeschichte und Bau einiger Samenschalen. - Diss. Leipzig, 1874b.
Lonay H. Contribution and Anatomie des Renunculacees. - Arch. Soc. Roy. Sci., Liege, 1901, 111, p. 1-164.
Lonay H. Structure anatomique de pericarpe et du spermoderme chez de Renonculacees. - Arch. Soc. Roy. Sci., Liege, 1907.
Lonay H. Sur quelques genres rares on critiques de Renonculacees. - Bull.Soc.Roy.Bot. de Belgique.1908.
Netolitsky F. Anatomie der Angeispermen Samen.-, 1926.
Sing B. Development and structure of angiosperm seed. - Bull. Nat. Bot. Gard., 1964, 89, p. 1-115.
Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of Ranunculaceae. IV. - 1965, 14, N 1, p. 53-79.
Trifonova V.I. A comperative anatomical research of seeds and petiole in the genus Consolida (DC.) S.F.Gray. - Abstr.XII. Intern. Bot. Congress, 1975, N 1, p. 21.
Vaughan J. The seed coat structure of Brassica integrifolia (West) O.E.Schulz var. carinata (A.Br.). - Phytomorphology, 1956, 6, 3-4, p. 363-364.
Vaughan J., Rest J. Note on the test structure of Panda Pierre, Calearia Zoll. et Mor. and Microdesmis Hook. (Pandanaceae).- New Bull., 1969, 23, N 2, p. 215-218.
Vijajaraghavan M. Morphological and embryological studies the families Actinidaceae, Chloranthaceal and Ranunculaceae. - Ph. D. Thesis, Delhi Univ., 1963.

Н.Р.Мейер-Меликян
Московский госуниверситет

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ СОВРЕМЕННОЙ ПАЛИНОМОРФОЛОГИИ

Пыльца и споры растений изучались с давнего времени, однако палинология как самостоятельная наука возникла лишь в 40-х годах нашего столетия. Особенно бурное развитие она получила в связи с чисто практическими задачами - поиском полезных ископаемых, интенсивным строительством и необходимостью определения точного возраста геологических отложений. Данные палиноморфологии успешно используются для решения различных вопросов систематики и филогении как современных, так и ископаемых растений, а также восстановления истории формирования и развития растительного покрова Земли.

Современная палиноморфология - весьма многогранная область исследований, имеющая как практическое, так и теоретическое применение. Несмотря на свою относительную молодость, за последние 10-15 лет эта наука значительно изменилась не только по методам исследований, но главным образом и по решаемым ею задачам. Этому прежде

всего способствовало применение электронных микроскопов как сканирующего, так и просвечивающего типа. Если раньше многие считали, что электронные микроскопы дадут лишь возможность детализировать уже известные признаки структуры спородермы и что новая техника не внесет качественно нового в палиноморфологию, то исследования последних лет показали ошибочность этого мнения, так как использование электронных микроскопов позволило изучить этапы формирования спор и пыльцевых зерен и вскрыть важнейший арсенал новых, весьма существенных диагностических признаков.

Изучение ультраструктуры спородермы дало возможность пересмотреть таксономическую весомость признаков ее строения. Наряду с ранее используемыми характеристиками пыльцевого зерна, такими как тип апертур, рисунок поверхности, размеры, при описании пыльцы и спор палиноморфологи с успехом привлекают результаты исследований внутренней структуры спородермы - эктэкзины, мезэкзины, эндэкзины, интины и особенно строения спородермы в области апертур. Важным для понимания эволюции и систематики высших растений явилось определение структуры спородермы на разных стадиях ее формирования. В зрелых структурах нередко элиминируются те признаки, которые имеют существенное значение для понимания родственных взаимоотношений таксонов и важны для расшифровки результатов спорово-пыльцевого анализа, так как пыльца и споры фоссилизируются не только в зрелом состоянии. Одним из ярких примеров изменения структуры спородермы в процессе ее формирования являются оболочки пыльцевых зерен Gnetum. На ранних стадиях развития они имеют складчатую эктэкзину, гранулярную мезэкзину, отчетливо ламеллятную эндэкзину и сходны со зрелой структурой спородермы Ephedra и Welwitschia. Затем уже на поздних стадиях развития происходит значительное увеличение объема цитоплазмы пыльцевого зерна, в результате чего все оболочки растягиваются и плотно придвигаются друг к другу, так что в зрелом состоянии эктэкзина становится гладкой /или почти гладкой/ и плотно прилегает к мезэкзине и эндэкзине. Как известно, зрелые пыльцевые зерна Ephedra и Welwitschia, с одной стороны, и Gnetum- с другой, значительно различаются между собой, и этот факт часто ставил под сомнение точку зрения тех систематиков которые сближали роды Ephedra, Welwitschia и Gnetum/Бернард, Мейе 1972/.

Установлено, что тип формирования оболочек спор и пыльцы является надежным признаком для разграничения крупных таксонов - поряд

ний, классов, отделов растений, а зрелая структура спородермы - признак более мелких таксономических категорий /семейств, родов, видов растений/. Так, нами было показано, что пыльцевые зерна голосеменных и покрытосеменных растений существенно отличаются от спор папоротников не только внутренним содержимым, но, что весьма важно, и по типу формирования оболочки. Известно, что у папоротников экзина, образующаяся на ранних этапах из пластинок - ламелл, делается у зрелых спор плотной, гомогенной, почти лишенной каналов и, как правило, снаружи покрывается периной. Такой тип формирования спородермы не дает возможность спорам существенно менять свой объем и при прорастании неизбежно ведет к разрыву их оболочек. Все это является весьма уязвимым моментом в онтогенезе папоротников. У покрытосеменных и голосеменных на микроспорах образуется новая наружная оболочка, которая благодаря своей разнообразной структуре во многом способствует изменению объема микроспор и дает им возможность проростать внутри своей оболочки, образуя мужские гаметофиты - пыльцевые зерна. Ламеллятная экзина при этом оказывается внутренней по отношению к новой оболочке и ее развитие обычно останавливается на ранней - ламеллятной стадии, в результате чего она не делается столь жесткой и прочной, как у папоротников, что также способствует изменению объема микроспор и пыльцевых зерен. Появление гибкой экзины явилось весьма существенным приобретением голосеменных и покрытосеменных растений, в результате которого возникла большая независимость мужского гаметофита от изменяющихся условий внешней среды.

Структура эктэкзины различна у голосеменных и покрытосеменных растений. Для голосеменных характерны ячеистые, гранулярные, псевдостолбиковые, удлиненно-ячеистые типы эктэкзины, для покрытосеменных уже свойствен в основном столбиковый тип наружной экзины. С появлением этой новой оболочки связано и возникновение различного типа новых апертур - борозд, пор, руг и других, которые характерны для семенных растений. Апертуры в сочетании со структурой экзины также способствуют выполнению гармомегатной функции оболочек пыльцевых зерен.

Изучение онтогенеза спородермы, кроме того, дает нам представление о темпах и ритмах ее развития, что коррелятивно связано с уровнем организации таксонов. У древних растений процесс формирования спородермы происходил медленно, постепенно одна за другой закладывались и развивались эктэкзина, мезэкзина, эндэкзина и интина,

в результате все слои в зрелой оболочке оказались хорошо дифференцированными. У высокоспециализированных растений развитие оболочек спор обычно происходит довольно быстро, а иногда почти одновременно закладываются разные слои спородермы и часто в зрелых оболочках пыльцевых зерен происходит смешение экт- и эндэкзины, а так же эндэкзины и интины. Этот весьма важный новый диагностический признак во многих случаях может быть с успехом использован при установлении степени подвинутости таксона.

Весьма существенным является также понимание взаимоотношений между слоями спородермы. Так, замечено, что у примитивных растений экзина обычно в значительной степени превосходит по толщине интину. Утолщение интины, по-видимому, тесно связано с образованием пестика и его дифференциацией. Лишь при участии интины гаметофит в состоянии перенести мужские половые клетки к яйцеклетке. Вероятно, по мере образования длинных столбиков шел отбор на пыльцевые зерна с толстой интиной, достаточной для образования длинной пыльцевой трубки. В результате этого у наиболее специализированных пыльцевых зерен наблюдается толстая интина. В такого типа интину, особенно расположенную под апертурами, часто проникают элементы эндэкзины, что делает ее значительно прочнее. Одновременно расширяются функции интины. Она не только отвечает за транспорт спермиев у яйцеклетке, но является дополнительной защитой содержимого пыльцевого зерна до момента его прорастания. В то же время экзина, функции которой частично принимает интина, становится тоньше и в основном способствует расселению пыльцевых зерен. В процессе эволюции идет координация функций между экзиной и интиной. Таким образом, по соотношению толщины этих слоев спородермы можно судить о степени подвинутости таксона. Все эти структурные преобразования слоев спородермы коррелируют с эволюцией апертур, которые имеют особое значение в жизнедеятельности микроспор, а затем пыльцевых зерен. Апертуры мультифункциональны. На ранних стадиях формирования микроспор через них идет основной ток питательных веществ из стенки пыльника к микроспорам, затем они служат дыхательными аппаратами, гармомегатами и, наконец, принимают участие в образовании пыльцевой трубки. Тип строения апертур имеет чрезвычайно важное таксономическое значение. Для голосеменных, как правило, характерна одна дистальная борозда либо близкие и производные от нее апертуры. Такая бедность типов апертур голосеменных, по-видимому, связана с приспособлением их почти исключительно к одному способу переноса пыльцы - ветром или потоками во

нуки. Покрытосеменные же наряду с ветром используют большой арсенал агентов - переносчиков пыльцы. Здесь прежде всего следует отметить представителей различных отрядов насекомых, птиц, млекопитающих и даже улиток. Однако особый отпечаток на эволюцию цветковых растений и их пыльцевые зерна оказали насекомые. Известно, что пыльца ранних покрытосеменных была относительно крупных размеров и имела одну широкую дистальную борозду, покрытую рыхло расположенными спорополлениновыми структурами. Благодаря этому на ранних этапах эволюции цветковых растений и насекомых, последние, особенно жуки-ботные, легко могли поедать содержимое пыльцевого зерна, одновременно производя опыление растения. Несколько позже появляются растения, имеющие двух-, трех-, многобороздные, ругатные, многопоровые и другие пыльцевые зерна. Весьма возможно, что изменение типа апертур у покрытосеменных находится в связи с защитой содержимого пыльцевых зерен от насекомых - палинофагов, которые к тому времени появились, вероятно, в большом количестве и стали приносить растениям скорее вред, чем пользу. По-видимому, в это время пошел отбор цветковых растений, приспособленных, с одной стороны, ко вторичному опылению ветром и, с другой - имеющих нектарники и вырабатывающих ароматические вещества, привлекающие насекомых - опылителей и заменяющие им пыльцу. Если палинофагия на начальных этапах эволюции цветковых растений сыграла свою положительную роль и привела к сопряженной эволюции насекомых и цветковых растений /Гринфельд, 1978/, то в дальнейшем растения начали вырабатывать ароматические вещества и нектар, которые стали привлекать насекомых, производящих опыление, и тем самым отпала необходимость в выработке огромного количества пыльцы, идущей на питание насекомых. Отбор пошел на растения, содержимое пыльцы которых тем или иным образом сделалось недоступным для пожирания насекомыми. На широких бороздах появились крышечки, борозды сузились, нередко превращаясь в поры, или распались на множество более мелких и узких. Экзина в процессе эволюции выработала не только структурные формы защиты содержимого, но и химические. В ней в специальных камерах, вместилищах, особенно расположенных под апертурами, откладываются алкалоиды, глюкозиды и другие высокоактивные химические вещества. Таким образом, с одной стороны, вырабатывается защита содержимого пыльцы от насекомых, с другой - происходит приспособление к насекомым-переносчикам пыльцы. В связи с этим во многих группах цветковых растений возникают сходные типы скульптуры пыльцы - шипы, сосочки, гребни, лакуны. В до-

полнение к этому на поверхности пыльцевого зерна выделяются смолы воска и другие вещества, способствующие не только переносу пыльцы насекомыми, но и закреплению ее на рыльце растения своего вида. По явление ярко выраженной скульптуры и текстуры пыльцевого зерна, ка правило, связано с более рациональным использованием пластических веществ экзины. В общем экзина становится тоньше и выполняет не столько роль защиты содержимого пыльцевого зерна, сколько транспортную функцию. В ней увеличивается число каналов, апертур, вместилищ различных веществ и т.д. Параллелизм в строении пыльцы в различных группах высших растений, вероятно, связан, с тем, что отбор у них шел на одинаковых агентов-переносчиков пыльцы.

Таким образом, если оболочка спор, как правило, монофункциональна и выполняет почти исключительно защитную функцию, то оболочка пыльцевых зерен семенных растений мультифункциональна. Она защищает содержимое пыльцевого зерна, является гармомегатом, способствует расс тению пыльцы и дает возможность гаметофиту производить опыление без участия капельножидкой воды.

На данном этапе развития палиноморфология широко применяется для целей систематики и филогении растений. Наряду с традиционными признаками строения спор и пыльцевых зерен следует использо вать целый арсенал новых признаков, таких как тип формирования сп родермы, скорость ее заложения, взаимоотношение и степень диффере цированности ее слоев, не только тип апертур, но и характер внутр ней структуры апертурных он. Все эти сведения в совокупности отр жают направление специализации не только внутри семейств, но, что особенно важно, внутри родов. Учет признаков ультрастроения и фор мирования пыльцы и спор позволяет строить обоснованные морфологические ряды в таксонах различного систематического объема и выявлять филетические связи между ними.

Гринфельд Н.П. Происхождение антофилии у насекомых. - Л.:Наука, 1978. - 350 с.

Бернард В.В., Мейер Н.Р. Пыльца Ephedra, Welwitschia,Gnetum. Вестн.Моск.гос.ун-та, 1972, № 6, с.86-88.

Lugardon B. Sur la structure fine de l'exospore dans les divers groupes de Pteridophytes actuelles (microspores et isospores In: The evolutionary significance of the exine. London, 1976, p. 231-250.

Meyer N.R., Yaroshevskaya A.S. The phylogenetic significance of the development of pollen grains walls in Liliaceae, Juncacea and Cyperaceae. - In: The evolutionary significance of the exine. London, 1976, p. 191-1000.

Rowley J.R. Implication on the nature of sporopollenin based upon pollen development. - In: Sporopollenin. London, 1971,p.174-218.

Rowley J.R. Dynamic changes in pollen wall morphology. - In: the evolutionary significance of the exine. London, 1926, p.39-66.

Н.М.Федорончук
Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Основная роль таксономии заключается в создании классификации /или системы классификаций/ многообразия, которое существует в живой природе. Представляя собой теоретическую базу систематики, главной задачей которой является установление упорядоченности этого многообразия, таксономия включает в себя не только классификацию /изучение системных связей между таксонами/, но и изучение эволюционных взаимоотношений между единицами классификации.

Систематика как наука обладает двойственной ролью - систематизирует единицы классификации и облегчает понимание их эволюции. Эти две особенности тесно взаимосвязаны, каждая из них не может развиваться без достижения в другой. Истинная классификация организмов не может быть осуществлена без эволюционной оценки признаков, их гомологий и связей организмов. Таким образом, систематика выполняет две функции: практическую /решение проблем таксономии необходимо для практических целей/ и теоретическую /эволюционные исследования по своей природе являются теоретическими/.

Проблема признака в таксономии

В работе таксономиста основной классификационной единицей выступает вид. Биологический вид состоит из системы популяций /или одной популяции/, которые представляют собой элементарные единицы эволюции. Основным орудием таксономиста выступает признак - элемент, характеризующий тот или иной таксон. В ботанике проблема признака - одна из наиболее важных в выяснении путей эволюции.

Обычно при построении системы исходят от групп растений с примитивными признаками и строят последовательный ряд с постепенно усложнившимися признаками. Однако определить степень эволюционной продвинутости признака не всегда возможно. Одним из путей преодоления этих трудностей в эволюционной оценке признаков является соотношение используемых признаков - "взаимное освещение" по Хеннигу /Hennig, 1966/ или "спиральная аргументация" по Уолкеру /Wallker, 1974, 1976/. Из-за полного отсутствия или недостаточности данных о со-

стоянии признака в геологическом прошлом комбинация соотношения признаков и спиральная аргументация часто представляют собой един ственно доступный путь определения примитивного состояния признак среди признаков, свойственных таксону.

Соотношение признаков может быть, как его называет Уолкер, сл чайным на отдельном таксономическом уровне или соизмеримо во врем ни. Соотношение признаков может также быть направленным, состоящи из отдельно наблюдаемого направления тенденций признаков в ряде р личных низших таксонов, включенных в таксон, у которого надеютс определить, какие состояния признаков являются примитивными. Разр ботка филогении признаков - одна из наиболее актуальных задач исс дований, построенных на принципе сравнения.

Необходимо различать примитивный признак и примитивный таксо Примитивный таксон сохраняет большое количество примитивных признаков.

Определить примитивный признак /но не примитивный таксон/ мо но также на основании последовательного изучения состояний призна в прошлом /на основании ископаемых данных/, т.е. составить эволюц онные ряды признаков. К сожалению, в систематике высших растений большинстве случаев эти данные отсутствуют, за исключением, может быть, морфологии пыльцевых зерен. Даже в том случае, когда при из чении пыльцевых зерен установлен достаточно полный ряд, это еще н чего не говорит о других признаках растений, продуцирующих пыльцу

С точки зрения эволюции признаки, характеризующие более кру ные таксоны, должны являться более древними. Исходя из этого, каж дому ранговому таксону должны соответствовать свои признаки.

В таксономическом анализе необходимо использовать достаточно стабильные признаки после их тщательного изучения /выявления кате гории, степени их изменчивости и т.д./.

В эволюции адаптивное значение имеет не отдельный признак, а их комплекс. Основной базой для возникновения новых признаков слу жат мутации, которые в работе таксономиста почти не играют роли.

Конвергенция и параллелизм признаков. Таксономическая оценка признаков

Многие трудности в решении филогенетических проблем объясняются отсутствием ясных представлений об основных направлениях эво люции таксономически важных признаков. Таксономист на практике ча то встречается с фактом наличия одинаковых признаков как в родственных, так и в неродственных таксонах, поскольку сходные в морфо

логическом отношении структуры иногда могут возникать независимо в разных линиях эволюции. Возможность смешения таких признаков, возникших независимо в разных филах, с признаками, указывающими на родственные отношения, определяют дополнительные трудности в использовании таксономических признаков. Эти признаки обусловлены такими широко распространенными явлениями среди растений, как конвергенция и параллелизм.

Конвергенцией называется независимое приобретение далекими в систематическом отношении таксонами сходных признаков, благодаря чему они становятся более сходными между собой, чем их предки. Явление конвергенции часто наблюдается среди тех таксонов, которые произрастают в сходной среде. Конвергентное сходство никогда не бывает глубоким, и поэтому перед таксономистом оно не вызывает особых трудностей. Иное дело параллелизм.

Параллелизмом называется независимое возникновение сходных признаков в двух или более родственных линиях эволюции, когда эти признаки развиваются параллельно на основе признаков общего предка. Чем ближе стоят друг к другу систематические группы, тем сильнее выражен параллелизм в их эволюции /Davis a.Heywood, 1963; Козо-Полянский, 1965; Тахтаджян, 1966/. Различение понятий "конвергенция" и "параллелизм", установление степени родства является одним из самых сложных вопросов в систематике.

Явления конвергенции и параллелизма носят универсальный характер. И конвергенция, и параллелизм приводят к приобретению сходных структур у организмов, находящихся на разных эволюционных путях, что свидетельствует об ограниченных возможностях самой эволюции.

Не все признаки, используемые таксономистом на практике, несут одинаковое количество информации. Таксономическая ценность признака зависит от его изменчивости. Наиболее ценные в таксономической практике те признаки, которые несут максимум таксономических и филогенетических сведений. Для правильного выбора признаков и установления вероятности их параллельного возникновения необходимо изучить корреляционную структуру всех таксономически значимых признаков. Метод корреляционных плеяд, предложенный П.В.Терентьевым /1959/, позволяет количественно оценить вариации признаков и выбрать из их множества наиболее ценные. А.А.Любищев /1963/ как меру таксономической ценности признака предложил использовать коэффициент дискриминации.

Любой таксон характеризуют признаки, сгруппированные в определенные группы - плеяды. Однако в каждой плеяде только некоторые признаки - так называемые признаки-индикаторы несут наибольшее количество информации. Это дает возможность характеризовать таксоны с помощью немногих, но наиболее ценных диагностических признаков.

Для более полной характеристики таксона и выяснения его филогенетических связей важно охватить большее число таких признаков-индикаторов из разных плеяд. Чем больше общих признаков, относящихся к разным плеядам, тем менее вероятно параллельное и независимое их развитие, тем более вероятно их родство /Тахтаджян, 1966/.

Проблема примитивности, подвинутости и специализации признаков. Филогенетические ряды

Таксономист на практике часто сталкивается с такими понятиями, как простота организации, филогенетическая примитивность и подвинутость, играющие известную роль в филогенетических построениях. Что считать за простоту и что представляет собой филогенетическая примитивность? От правильного решения этих вопросов зависит достоверность результатов филогенетических построений. Отсюда возникает потребность в разработке критериев примитивности, подвинутости и специализации. Решить эту проблему можно /но не всегда/, изучив пути и направления эволюции отдельных структур с последующим построением их эволюционных рядов. На основании эволюционных рядов признаков можно судить о направлении структурной специализации самого организма.

На основании эволюционных рядов развития отдельных структур строят филогенетический ряд самых организмов. Однако это не всегда возможно из-за разноступенчатого развития признаков, относящихся одинаковым координационным цепям - так называемого явления гетеробатмии. Только в случае, когда мы имеем дело с организмами, ушедшими очень далеко по пути эволюции, можно на основании одного или немногих эволюционных рядов отдельных структур строить филогенетические ряды. В противном случае мы получим только сравнительно-морфологические ряды форм, расположенные по определенным признакам, которые не могут полно отразить подлинные родственные взаимоотношения. "Чем большее количество признаков будет использовано в филогенетических построениях, тем больше мы от сравнительно-морфологического ряда форм приблизимся к реальному филогенетическому ряду предков-потомков" /Тахтаджян, 1966: 32/.

Необходимо различать подвинутые и специализированные признаки. Не всегда специализация свидетельствует о высоких уровнях организации. Появление же эволюционно подвинутых признаков приводит к более высокому уровню организации - так называемому явлению ароморфоза /по Тахтаджяну/ или арогенезу /по Северцеву/: появление покрытосемянности, возникновение женского и мужского гаметофитов, двойного оплодотворения и т.д. Подвинутые признаки являются важными таксономическими признаками на более высоких таксономических уровнях /порядок, надпорядок, класс/.

Качественно новая ступень в организации, обусловленная появлением подвинутых признаков, дает широкие возможности завоеванию экологически важных мест существования. Интенсивное расселение путем приспосабливания к новым условиям обитания /идиоадаптация/ возможно посредством приобретения новых признаков приспособительного характера - признаков специализации.

При специализации признаков не происходит коренных изменений, приводящих к видимому повышению уровня организации. В большинстве случаев специализированные признаки являются достаточно постоянными и надежными таксономическими характеристиками на более низких таксономических уровнях /на семейственном, родовом, видовом/. Поскольку специализация таких признаков осуществляется в пределах одного уровня развития, то высокоспециализированные структуры не следует рассматривать как критерии примитивной или прогрессивной организации. Однако степень специализации теснейшим образом связана с фактором эволюции. Здесь мы согласны с мнением некоторых авторов /Simpson, 1948, цит. по Цвелеву, 1970/, утверждающих, что специализация обычно ведет к ограничению возможностей дальнейшей эволюции. Высокая специализация признаков ведет к снижению темпов эволюции. Чем более древний таксон, тем более он высокоспециализирован, тем более ограничены его темпы эволюции.

Современное состояние систематики высших растений

Подойти ближе к построению реальных филогенетических рядов можно на основании все более глубокого охвата исследования таксонов. Современная систематика обладает обширным арсеналом признаков, получаемых в результате всестороннего исследования. Кроме традиционных морфологических исследований все больше внимания уделяется выявлению анатомических, кариологических, палинологических и других таксономических признаков. Все они дают важную информацию для филогении.

Особенно интенсивное развитие в последнее время получают био-химические исследования. Возникла даже новая отрасль общей систематики - "хемосистематика".

До настоящего времени для сравнения биохимических особенностей таксонов использовали преимущественно вторичные соединения: кумарины, моно- и сесквитерпены, флавоноиды, разные компоненты эфирных масел, алкалоиды и другие продукты метаболизма. Однако использование веществ вторичного обмена для филогенетических построений ограничено тем, что в результате конвергентной эволюции неродственных таксонов могут образовываться одни и те же конечные метаболические продукты. Поэтому при классификационных построениях необходимо основываться не на конечных продуктах метаболизма, а на путях их биосинтеза.

Результаты продуктов вторичного обмена имеют таксономическое значение преимущественно на уровне рода и ниже. Сейчас большое внимание придается изучению белков и нуклеиновых кислот. Сравнительные исследования первичных структур белков обеспечивают более объективные критерии определения степени родства и дают более ценную информацию для эволюционной классификации. Большие надежды возлагаются на изучение самой структуры ДНК.К числу признаков первичной структуры генома в таксономии относят такие признаки, как нуклеиновый состав суммарной ДНК, количество минорных оснований, наличие и состав сателлитных фракций ДНК, особенности нуклеотидной последовательности и т.д. Ценные результаты дает метод молекулярной гибридизации ДНК.

Для современной систематики характерно не только более детальное исследование систематических групп, но и усовершенствование методов обработки результатов исследований, на основании применения математического анализа. Наряду с использованием методов одномерной статистики /вычисление параметров исследованных выборок, анализ вариационных кривых, вычисление критериев достоверности, корреляционный анализ и т.д./ широкое применение получили также методы многомерного анализа /дискриминантный анализ, анализ главных компонент, канонический анализ и т.д./. Например, для изучения взаимоотношений между таксонами более высоких уровней стали применять такие методы, как кластер-анализ и ординация. Метод факторного анализа соответствий позволяет подвергать проверке таксономическую значимость признаков отдельных растений или популяций, устанавливать или уточнять иерархию таксонов внутри вида, формулировать гипотезы

касающиеся возможных филогенетических связей между таксонами, выявить исходные формы при интрогрессии.

Для целей таксономии широко используют математическую логику, теорию множеств и теорию информации. В последнее время широко применяют кибернетическую технику /компьютеры/. С помощью электронных машин можно быстро вычислить коэффициенты сходства между таксонами, машины способны выработать классификацию, основанную на представлении таксономической структуры по любому числу характеризуемых признаков, и дать результаты вычислений в виде дендрограммы или других схем с помощью графических приспособлений.

Использование математического аппарата в таксономических целях представляет собой важнейшее методологическое достижение систематики последнего времени. Однако фенетические классификации, построенные с помощью математического аппарата, из-за явления конвергенции не всегда отражают истинные филогенетические связи.

Таким образом, таксономия на современном этапе развития систематики обладает обширным арсеналом данных, необходимых для филогенетических построений. Тем не менее результаты, полученные при всестороннем исследовании, не всегда однозначны. Иногда морфологические различия могут не подтверждаться анатомическими или биохимическими и т.д. Поэтому создание одной филогенетической системы пока еще трудно достижимо в настоящее время.

Козо-Полянский Б.М. Курс систематики высших растений. - Воронеж: Изд-во Воронеж.ун-та, 1965. - 406 с.

Любищев А.А. О количественной оценке сходства. - Применение математических методов в биологии, 1963, вып.2, с.152-161.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. - М.-Л.: Наука, 1966. - 610 с.

Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд. - Вестн.Ленингр.ун-та, 1963, № 9, с.127-141.

Цвелев Н.М. О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1970, 75, № 2, с.76-86.

Davis P.H., Heywood V.H. Principles of angiosperm taxonomy.- Edinburg a. London, 1963. - 320 p.

Hennid W. Phylogenetic systematics. - Urbana, Chicago and London: Univ. Illinois Press, 1966. - 243 p.

Wallker J.W. Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms. - Amer. J. Bot., 1974, 61, p. 1112-1137.

Wallker J.W. Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean Complex. - In: Origin and early evolution of angiosperms (Beck. C.B., ed.), 1976, p. 241-299. New York: Columbia Univ. Press.

Е.Л.Кордюм
Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

ЗНАЧЕНИЕ ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ВОПРОСОВ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Для систематики и филогении растений на современном этапе развития этих наук характерно использование наряду с классическим морфолого-географическим методом различных методов исследования /многодисциплинарный подход) - анатомического, цитоэмбриологического, палинологического, цитогенетического, генетического, биохимического, молекулярно-биологического и т.д.

Каково же значение сравнительно-эмбриологического метода, позволяющего "установить наиболее типичные черты сходства и различия при зарождении и формировании эмбриональных структур, которые отража: т особенности индивидуального и исторического хода развития организма" /Яковлев, 1958: 168/, для выяснения систематических отношений и родственных связей различных таксонов высших растений, в частности в пределах отдела покрытосеменных в историческом плане, и возможности его применения в настоящее время.

В историческом плане сравнительно-эмбриологические исследования представителей различных типов высших растений /мохообразных, плаунообразных, кл: юлистных, папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных/ сыграли большую роль в становлении эв люционной теории и построении филогенетической системы растител ного мира.

В результате сравнительного изучения онтогенеза мхов, папоротникообразных и голосеменных основатель сравнительно-эмбриологического направления в ботанике В.Гофмейстер установил чередов ние генераций или поколений в цикле развит"я высших растений и впервые четко сформулировал положение о гомологичных образовани ях в разных отделах высших растений, что дало "исключительно мо ный толчок дальнейшему развитию морфологии растений в целом и д сих пор сохраняет свое важнейшее значение при построении филоге ни: растительного мира" /Баранов, 1955: 132/.

На основе обобщения данных эмбриологии И.Н.Горожанкин выде лил класс архегониальных растений, что стало общепризнанным и ш роко вошло в мировую литературу.

Классическими исследованиями В.Гофмейстера, Э.Страсбургера, И.Н.Горожанкина,В.И.Беляева,В.М.Арнольди и других в области сравнительной эмбриологии растений не только были изучены особенности строения и развития мужского и женского гаметофитов и полового процесса у представителей различных типов высших растений, но и выяснен ряд вопросов их филогении и эволюции.

Развернутыми и углубленными исследованиями большого числа видов различных семейств покрытосеменных во второй половине XIX и в XX вв. вскрыты как значительная общность эмбриологических признаков этого отдела растительного мира /особенности развития и строения мужского и женского гаметофитов, двойное оплодотворение, полиплоидный эндосперм/, так и их многообразие и специфичность в отдельных порядках, семействах и родах, установленных преимущественно на основании данных внешней морфологии.

Такие специфические и общие для покрытосеменных эмбриологические признаки, как своеобразный женский гаметофит /зародышевый мешок/ и двойное оплодотворение /открытое С.Г.Навашиным в 1898 г./, составляющие характернейшие отличия покрытосеменных от всех архегониальных растений, стали одними из ведущих признаков, определяющих, по мнению большинства ботаников, положение о монофилетическом происхождении покрытосеменных растений. На основании утвердившегося положения о том, что зародышевый мешок покрытосеменных является гомологом женского гаметофита голосеменных, было выдвинуто несколько гипотез происхождения зародышевого мешка /Porsch, 1907; Schürhoff,1926; Fagerlind,1946;Favre-Duchartre, 1964/, неоднократно обсуждавшихся в литературе, но не получивших всеобщего признания.

Согласно гипотезе Е.Н.Герасимовой-Навашиной /1954/, зародышевый мешок покрытосеменных является сильно сокращенным в ходе исторического развития гомологом женского гаметофита предшествующих форм. В основе возникновения зародышевого мешка лежат общие клеточные закономерности, которые видоизменялись в зависимости от специфических особенностей обмена веществ, выработавшегося под влиянием общей перемены условий существования и закрепившегося в историческом ходе онтогенеза. Гипотеза Е.Н.Герасимовой-Навашиной указывает на возможность неоднократного возникновения зародышевого мешка и двойного оплодотворения и свидетельствует, таким образом, в пользу взглядов о политопно-монофилетическом происхождении покрытосеменных.

Существование разнообразных особенностей внутренних структур генеративных органов покрытосеменных уже начиная с 30-х годов XX обусловило положение о том, что сравнительно-эмбриологический метод дает ценный дополнительный материал для выяснения систематических отношений и родственных связей между различного ранга таксонами покрытосеменных, объемов и систематического положения отдельных родов.

Значение сравнительно-эмбриологического метода для систематики и филогении покрытосеменных впервые было убедительно показано в обобщающей сводке по сравнительной эмбриологии К.Шнарфа /Schnarf, 1931/ и широко освещалось в последующих обзорах /Поддубная-Арнольди, 1951, 1958, 1976; Macheshwari, 1954, 1963; Johri, 1963; Романов, 1965; David, 1966/.

При использовании данных сравнительной эмбриологии для решения вопросов систематики и филогении во внимание принималась совокупность разнообразных эмбриологических признаков - особенности строения стенки микроспорангия, в частности выстилающего слоя, типы образования тетрад микроспор, мужского гаметофита, семяпочки, женского археспория, женского гаметофита, прохождения пыльцевых трубок, оплодотворения, эмбрио- и эндоспермогенеза и т.д.

В настоящее время можно привести довольно обширный список семейств покрытосеменных растений, многие вопросы систематики и филогении которых были уточнены с помощью применения сравнительно-эмбриологического метода, как, например, семейства Rosaceae, Liliaceae, Compositae, Resedaceae, Gramineae, Scrophulariaceae, Loranthaceae, Ranunculaceae, Solanaceae, Cruciferae, Umbelliferae, Papaveraceae, Nyssaceae, Araliaceae и др.

В последние десятилетия в эмбриологии растений успешно применяется ряд современных методов цитологического анализа, на основании чего в литературе высказывается мнение, что "область исследований эмбриологических процессов, связанных с образованием репродуктивных органов и процессами опыления-оплодотворения, эмбриогенеза, развития эндосперма, семени и плода переросла в более широкий предмет, который можно назвать цитоэмбриологией" /Модилевский, 1966: 3/. Наряду с классическими методами исследования используются другие способы световой микроскопии - поляризационная, темнопольная, фазовоконтрастная, люминесцентная, цитофотометрия, а также методы электронной микроскопии, авторадиография. Широкое применение гистохимических методик как на живом, так и фиксирован

м материале дает положительные результаты по выявлению локализации ряда ферментов, гормонов, накоплению запасных питательных веществ в генеративных органах на различных этапах их формирования.

Одной из центральных проблем теоретической систематики является углубленная разработка основ и методов проведения процесса "взвешивания" признаков, их таксономической и филогенетической оценки, т.е. разделение совокупности признаков на признаки большего или меньшего таксономического и филогенетического значения.

В литературе последних лет общие положения процесса "взвешивания" признаков наиболее полно освещены в работе Э.Майра /1971/. Однако проведение процесса "взвешивания" признаков имеет свои особенности при работе с данными различных методов исследования.

Составление четкой эмбриологической характеристики большинства семейств покрытосеменных требует развернутых эмбриологических диаграмм входящих в их состав родов. В ряде случаев приходится сталкиваться с наличием внутри естественной группы или близкородственных групп различных типов эмбриональных структур, что до некоторой степени ограничивает применение данных сравнительной эмбриологии для систематики. Это обстоятельство еще раз подчеркивает необходимость разделения комплекса цитоэмбриологических признаков, имеющих таксономическое значение, т.е. "любых особенностей члена какого-либо таксона, по которым он отличается или может отличаться от члена другого таксона" /Майр, 1971: 143/, на признаки большей или меньшей таксономической ценности.

В современной эмбриологической литературе известно несколько семейств покрытосеменных, виды которых характеризуются сочетанием эмбриологических признаков, не встречающихся в других семействах, например развитие в пыльцевое зерно только одной микроспоры из образовавшихся после второго деления мейоза четырех ядер микроспор в сочетании с трехклеточным мужским гаметофитом у видов осоковых, Oenothera-тип зародышевого мешка у видов онагровых, сложный эндосперм, развивающийся в результате слияния нескольких зародышевых мешков у видов подсемейства Loranthoideae семейства Loranthaceae, ложный зародышевый мешок, образующийся вследствие дезинтеграции клеток нуцеллуса, лежащих непосредственно под женским гаметофитом у видов Podostemaceae, наличие ценоцитной стадии эмбриогенеза у видов пионовых /Яковлев, Иоффе, 1957/.

Используя данные сравнительно-цитоэмбриологического метода в систематике растений, следует иметь в виду, что особенности внутреннего строения генеративных органов, по-видимому, принадлежат к наиболее "консервативным" структурам растительного организма, поскольку и сами генеративные органы значительно менее изменчивы по сравнению с вегетативными. В связи с этим значительная часть признаков "эмбриологической диаграммы" относительно постоянна, незначительно подвержена действию экологических факторов и в большей степени является отражением общего направления прогрессивной эволюции чем специализации.

В качестве "надежных" таксономических признаков среди особенностей внутреннего строения в настоящее время можно рассматривать особенности формирования стенки микроспорангия, в первую очередь последовательность возникновения и количество составляющих ее слоев : основной, двудольный /центробежный/, однодольный /центростремительный/ и редуцированный типы, а также тип тапетума или выстилающего слоя стенки микроспорангия, обязательно, если тапетум секреторного типа, с учетом числа ядер на клетку. Достаточно постоянным признаком является число ядер на клетку тапетума секреторного типа к началу стадии синапсиса в материнских клетках микроспор. Для большинства видов покрытосеменных растений описан секреторный тип тапетума с двуядерными клетками; секреторный тип тапетума с одноядерными клетками отмечен для сравнительно небольшого числа семейств, например тыквенных, осоковых, бобовых, гречишных, перечных, лютиковых, молочайных, и может характеризовать как отдельные роды, так и семейства в целом.

Тот или иной тип образования тетрад микроспор специфичен не только для отдельных родов, но и для целых семейств. Весьма ограничены литературные данные относительно наличия у одних и тех же родов или видов одновременно сукцессивного или симультанного способа образования тетрад микроспор и в основном касаются видов родов Aristolochia, Drosera, Plantago и Ceratophyllum(Täckholm, Söderberg, 1918; Кордюм, 1964/. Проведенные нами исследования микроспорогенеза у Aristolochia clematitis и Plantago stepposum показали, что у этих видов образование тетрад микроспор идет по сукцессивному или симультанному типу соответственно. Двухклеточный или трехклеточный тип пыльцевых зерен, как правило, характерен для целых семейств.

Из особенностей внутреннего строения гинецея к "надежным" таксономическим признакам прежде всего следует отнести типы семяпочек

и макроспорангиев. Таксономическое значение типов женского гаметофита в каждом конкретном случае требует своего обсуждения. Для большинства родов покрытосеменных этот признак достаточно характерен и постоянен. Однако увеличивается число видов, у которых формируются зародышевые мешки двух и более типов.

В пределах одного и того же типа женского гаметофита достаточно надежными признаками при характеристике отдельных видов является число и поведение антиподальных клеток /эфемерность антиподальных клеток или их длительное функционирование, сохранение исходного числа антиподальных клеток /в большинстве типов зародышевого мешка трех/ и ядер или его увеличение, особенности полиплоидизации антиподальных клеток и т.д./, время слияния полярных ядер, особенности поведения неразрушенной синергиды /увеличение объема синергиды и ядра, полиплоидизация клетки/. Так, виды рода Batrachium отличались от видов рода Ranunculus в числе других признаков длительным сохранением после оплодотворения в зародышевом мешке синергиды, объем которой /как клетки, так и ядра/ значительно увеличивался.

У большинства покрытосеменных процесс оплодотворения /сингамии/ происходит по премитотическому типу, согласно классификации Л.Н. Герасимовой-Навашиной /1957/. Сведения о наличии у некоторых видов постмитотического типа весьма скудны и в ряде случаев требуют уточнения. В связи с преобладанием у покрытосеменных премитотического типа оплодотворения и весьма большой трудоемкостью детального исследования процесса сингамии эти данные имеют ограниченное таксономическое значение.

Тот или иной тип эндосперма характеризует не только отдельные роды, но и целые семейства. Он достаточно постоянен и на его оценку в этом отношении, по нашему мнению, не могут влиять имеющиеся в литературе ограниченные сведения о наличии у одного и того же вида и даже у одной особи различных типов эндосперма. Весьма существенное таксономическое значение в определенных семействах покрытосеменных /например, норичниковых, губоцветных/ имеют особенности строения эндоспермальных гаусториев, часто различающиеся у отдельных родов одних и тех же семейств. Эндоспермальные гаустории покрытосеменных не имеют себе гомологов среди голосеменных. Эндосперм покрытосеменных представляет собой образование вторичного происхождения, в связи с чем закономерности его развития могут быть также вторичного порядка.

Как таксономические признаки используются и типы развития з родышей и особенности морфологии зародышей в зрелых семенах /сте пень дифференциации зародышей, положение зародыша в семени, форм и размер семядолей, количество семядолей, количество зародышей полиэмбриония и др.

Ряд цитологических особенностей эмбриологических структур м жет служить дополнительными признаками для характеристики отдель ных видов, а часто и родов, в частности различные включения в ма теринских клетках макроспор, зародышевого мешка, тапетального сл пыльников, топография и морфология алейроновых зерен эндосперма некоторые другие. Так, наличие округлых каплеобразных телец,пред ставляющих собой, по-видимому, липопротеиды, характерно только д материнской клетки макроспор Petroselinum crispum, неидентифици ванной природы нитчатое тело постоянно обнаруживается в материнс клетке макроспор и молодом зародышевом мешке различных видов род Bupleurum.

Относительно таксономического значения данных электронно-ми роскопических исследований эмбриологических структур ввиду их ра общенности трудно прийти к однозначному выводу. Результаты иссле ваний субмикроскопической морфологии микро- и макроспор, пыльцев зерен и зародышевых мешков подтвердили положение о том, что прим нение электронно-микроскопического метода позволило вскрыть ткан ную специфичность ультраструктурной организации клетки. В частно ти, четкие количественные и качественные отличия ультраструктур вегетативной и генеративной клеток различных покрытосеменных под черкнули особенности их метаболизма, связанные со спецификой эти клеток в онтогенезе растения.

В то же время данные по ультраструктуре пыльцевых зерен, на пример лилейных и амариллисовых, позволяют высказать предположен что особенности морфологии и топографии липидных капель в сочета нии с типом пластид в определенной степени характеризуют отдельн исследованные в этом отношении роды. Разумеется, для проверки вы сказанного предположения и обсуждения таксономического значения особенностей ультраструктуры клеток генеративных органов покрыто семенных необходимы дальнейшие систематические исследования в эт направлении.

Современное состояние ботанических знаний позволяет присоед ниться к неоднократно высказывавшемуся в литературе мнению о то что появление покрытосеменных было крупнейшим ароrенезом и разви

ние покрытосеменных почти с самого начала шло многими ветвями с ярко выраженной гетерохронностью эволюции их органов. Одним из таких кардинальных изменений в строении репродуктивных органов предков покрытосеменных было образование плодолистиками /макроспорофиллами/ закрытой полости завязи, в которой формировались семяпочки. Дифференциация плодолистиков, формирующих пестики, на завязь, столбик и рыльце обусловила также изменение условий прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок, т.е. условий, обеспечивающих доставку мужских гамет к женским, и процесс оплодотворения. Осуществление функций мужского и женского гаметофитов в новых условиях неизбежно вызывало структурные перестройки в их организации, направленные на оптимизацию прохождения процесса оплодотворения.

В литературе неоднократно подчеркивалось, что изменения в строении семяпочек покрытосеменных по сравнению с голосеменными /размер и форма семяпочек, степень развития интегументов, количество запасных питательных веществ/ обусловлены формированием семяпочек в замкнутых вместилищах, образованных макроспорофиллами /Тахтаджян,1964; ...ченко, 1973/. И действительно, связь между этими процессами здесь ...ло наглядна. Но если нет видимой связи между изменениями в развитии мужского и женского гаметофитов и явлением покрытосемянности,то это не означает, что ее не существует. Прохождение процессов опыления-оплодотворения в новых условиях с неизбежностью вело к созданию новых коррелятивных связей и более точному согласованию во времени созревания мужского и женского гаметофитов. Последнее легче осуществимо при более совершенной их организации,достигаемой путем более короткого и упрощенного развития, т.е. сокращением онтогенеза в целом.

При рассмотрении путей становления внутренних структур генеративных органов покрытосеменных в свете общих закономерностей эволюционного процесса мы относим возникновение женского и мужского гаметофитов покрытосеменных к явлениям типа ароморфоза, что подчеркивает более высокий уровень развития данных структур у этой группы растений по сравнению с предшествующими.

Принятое в настоящее время понятие ароморфоза /Северцов, 1934; Шмальгаузен, 1940/ включает возникновение в организме таких изменений прогрессивного порядка, которые не ограничены строго какой-либо определенной средой и, таким образом, поднимая на более высокую ступень организацию организма, позволяют ему захватить новые, часто весьма отличные области для своего местообитания /Шмальгаузен,1940/.

В результате формирования пестика и попадания пыльцевых зерен на рыльце создались новые условия для прорастания пыльцы /в первую очередь отсутствие специфической пыльцевой камеры, в кото рой происходит прорастание пыльцевых зерен голосеменных и дальне шее развитие мужского гаметофита в течение сравнительно длинного периода времени/, не защищенной от непосредственного влияния окр жающей среды. В этих условиях прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок должны были осуществляться в течение значительн более короткого времени, и, следовательно, после опыления мог иметь место только конечный этап развития мужского гаметофита образование гамет, что и наблюдается у видов покрытосеменных с двухклеточным типом пыльцевых зерен /при трехклеточном типе все развитие мужского гаметофита завершается в микроспорангии/.

Четко сформулированная гипотеза неотенического происхождени зародышевого мешка покрытосеменных была предложена И.Д.Романовым /1944 - цит. і статье: Романов, 1971/ и А.Л.Тахтаджяном /1954/. Зародышевый мешок, согласно этим представлениям, возникает в результате коренного изменения всего хода развития гаметофита пре шествующих форм /согласно уровню современных знаний о женском га метофите архегониальных форм/ путем наследственной задержки разв тия женского гаметофита архегониального типа на начальной свобод ядерной его стадии с последующим образованием клеточных структу нового типа, т.е. созревание гамет происходит до образования ар гониев /Тахтаджян, 1964/. В результате резкой терминальной аббре ации /укорочения/ онтогенеза гаметофита из его развития оказыва ся исключенными все более поздние стадии, начиная уже со стадий предшествующих формированию архегониев.

В основе возникновения мужского гаметофита покрытосеменных фактически лежат те же закономерности, что и в основе возникнов ния женского - наступление фазы половой зрелости на ранних этапа развития гаметофита еще до образования анте[illegible]дия при базальной а бревиации онтогенеза гаметофита предшествующих форм /Герасимова-Навашина, 1954, 1958, 1971; Тахтаджян, 1964/.

В сопряженной цепи ароморфозов внутренних структур генерати ных органов покрытосеменных /возникновение своеобразного женског и мужского гаметофитов, двойного оплодотворения и полиплоидног эндосперма/ завершающий этап представляет собой полиплоидный эндосперм, образующийся в результате слияния спермия с полярными я

ции центральной клетки зародышевого мешка. Результатом формообразовательной радиации после последнего ароморфоза является формирование трех типов эндосперма покрытосеменных - нуклеарного, целлюлярного и гелобиального. Если особенности развития эндосперма нуклеарного типа сходны с таковыми женского заростка голосеменных,то особенности развития эндосперма целлюлярного и гелобиального типов не находят себе аналогов у архегониальных растений. Независимо от типа развития эндосперма его роль в формировании зародыша, семени и плода в основном одинакова /что было показано многочисленными исследованиями эмбриологии и биологии процесса созревания у ряда культурных видов покрытосеменных в естественных условиях и при различных экспериментах/. Попытки сопоставить тип развития эндосперма с формой и размерами зародышевых мешков, а также скоростью развития зародыша не дали положительных результатов. Поэтому различные типы эндосперма покрытосеменных, по нашему мнению, следует рассматривать на уровне явлений алломорфоза.

К явлениям типа алломорфоза следует отнести и возникновение существующего разнообразия ряда других эмбриональных структур покрытосеменных, например различные типы микроспорангиев и макроспорангиев, Allium и Adoxa - типа биспорических и тетраспорических зародышевых мешков. Согласно И.И.Шмальгаузену /1940/, алломорфоз представляет собой наиболее обычный тип эволюции, при котором организм не испытывает ни значительного усложнения организации, ни ее упрощения, причем взаимоотношения организма и внешней среды сохраняют в общем прежний характер, хотя преобразование организма связано с некоторыми изменениями. Мы считаем целесообразным в определении понятия алломорфоза /частного прогресса/ применительно к эволюции внутренних структур генеративных органов подчеркнуть,что изменения прогрессивного порядка /в направлении как усложнения, так и упрощения организации/ в отличие от ароморфоза носят более частный характер в пределах новой структуры или существенно изменившейся старой. Поэтому алломорфоз наиболее четко проявляется после очередного ароморфоза в эволюции различных групп растений.

Возникновение семяпочки, которую мы находим только у семенных растений, несомненно, надо отнести к явлениям типа ароморфоза. С образованием интегументов макроспорангий оказался в новых условиях, что создало предпосылки для его дальнейшей эволюции в определенных направлениях. Эволюция макроспорангия на уровне явлений типа алломорфоза имела место как у голо-, так и у покрытосеменных. У пос-

ледних диапазон изменений строения макроспорангиев оказался значительно шире в связи с возникновением покрытосемянности /крупнейшим ароморфозом/ и созданием в связи с этим новых коррелятивных связей.

Макроспорангии II-УIII типов, которым в той или иной мере присущи черты прогрессивной организации, мы рассматриваем как производные I типа в результате ускорения /акцелерации - по Северцову, 1934/ и сокращения /аббревиации - по Тахтаджяну, 1964/ всего хода онтогенеза.

При специализации эмбриологических структур в них происходят изменения, не ведущие к видимому повышению уровня организации и связанной с ней общей энергии жизнедеятельности. Специализация эмбриологических структур имеет свои особенности и в ней можно выделить два основных направления. Первое направление специализации непосредственно связано с оптимизацией осуществления основных функций данной эмбриологической структуры или ее части, например различные типы тапетального слоя микроспорангиев, дифференциация интегументального тапетума, различные гаустории. Но отмечены и случаи, когда специализация тех или иных эмбриологических структур не обнаруживает видимой связи с оптимизацией осуществления их функции /иногда и эти функции окончательно не выяснены/, например вариации в строении антиподального аппарата сформированного зародышевого мешка и на первых этапах его развития после оплодотворения. Такая специализация эмбриологических структур обычно непосредственно не связана с экологическими и биологическими особенностями видов и поэтому обнаруживается у видов самой различной экологии, относящихся к разным систематическим группам. Она отражает внутренние закономерности в развитии эмбриологических структур, тесно связанные с осуществлением их функций и менее подверженные влиянию внешних условий и проявляется большей частью на клеточном уровне.

Достаточно наглядным примером специализации первого направления является также образование гаусториев самого различного типа гаусториев макроспор, зародышевого мешка, синергидных, антиподальных, эндоспермальных и подвесочных. Наиболее распространены и разнообразны эндоспермальные и подвесочные гаустории. Это вполне понятно, так как гаустории представляют собой приспособление для улучшения снабжения питательными веществами той или иной эмбриологической структуры, поэтому наибольшего развития они достигают в процессе эмбрио- и эндоспермогенеза, когда требуется значительный приток питательных веществ к формирующемуся семени.

Ко второму направлению специализации следует отнести изменения эмбриологических структур, которые в большей степени обнаруживают связь с общей специализацией данного таксона и менее, но не всегда - с оптимизацией осуществления их функций. Такие цитоэмбриологические признаки, как сложный эндосперм или отсутствие эндосперма, ложные зародышевые мешки, часто присущи именно высокоспециализированным по другим признакам семействам, виды которых приспособлены к строго определенным условиям существования, например виды семейств Loranthaceae, Podostemaceae, Santalaceae, Balanophoraceae др.

Второе направление специализации более тесно связано с явлениями редукции. Так, в частности, семейство Podostemaceae /порядок Podostemales/ представляет собой ярко выраженную линию гидрофильной эволюции /Тахтад..н, 1966/. В состав этого семе..ства входят ...нистые растения часто ничтожной величины, растущие в быстротекущей воде и характеризующиеся высокой специализацией морфологии вегетативных органов и их крайним разнообразием. Семейство широко распространено в тропических странах, встречается вне тропиков. Для семейства в целом характерны специфические особенности развития женского гаметофита /Podostemon-тип/, наличие ложного зародышевого мешка и отсутствие эндосперма.

Специализированные признаки являются достаточно постоянными , следовательно, надежными таксономическими признаками на уровне родов и видов, что характерно для высокоспециализированных структур, и не могут рассматриваться как показатель примитивной или прогрессивной организации, поскольку их специализация осуществляется в пределах одного и того же уровня развития. Специализация различных эмбриологических структур, в частности тапетального слоя микроспорангиев, ант.подального аппарата, эндосперма и подвеска, не обнаруживает видимой связи с общим уровнем развития того или иного таксона, оцениваемого по целому комплексу признаков. Как известно, одни те же типы тапетального слоя, одинаковые черты строения и образования гаусториев, сходное поведение ядер и клеток антипод описаны, во-первых, в семействах покрытосеменных, занимающих самое различное положение в системе, во-вторых, как в семействах, богатых видами и широкой экологической пластичностью, так и в специализированных семействах, приспособленных к строго определенным условиям существования, и, в-третьих, довольно часто в одних и тех же достаточно естественных семействах.

. основании современных представлений об эволюции высших растений в направлении постепенной редукции гаметофита и усложнения спорофита как примитивные исходные рассматриваются такие эмбриональные структуры /Герасимова-Навашина, 1951; Тахтаджян, 1964, 1966, Поддубная-Арнольди, 1964, 1976; Романов, 1965; Кордюм, 1967, 1978 и др./, развитие которых с одной стороны, связа но с большей затратой питательных веществ, большим числом клето ных делений, с другой - является более замедленным. К признакам более примитивной организации следует отнести формирование боле двух средних слоев стенки микроспорангия /основной тип/, симуль танный тип образования тетрад микроспор, двухклеточный мужской гаметофит, макроспорангии I, П, Ш и УI типов /Casuarina-тип, Ma beila-тип, Ribes-тип и Achillea-тип/, моноспорические зародыш вые мешки, семена с массивным эндоспермом и маленьким зародышем и т.д.

Соответственно как признак более высокой организации можно рассматривать формирование одного среднего слоя стенки микроспо рангия, сукцессивный тип образования тетрад микроспор, трехклеточный мужской гаметофит, макроспорангии IУ, У, УП и УШ типов /Anisum-тип, Helianthus-тип, Antennaria-тип, Himantoglossum-тип Allium- и Adoxa-типы зародышевых мешков /би- и тетраспорически зародышевые мешки/, семена с крупным зародышем, бедные эндоспер мом и т.д.

Таким образом, процесс взвешивания цитоэмбриологических пр знаков позволяет достаточно обоснованно считать большинство при знаков "эмбриологической диаграммы" надежными в таксономическо отношении на уровне родов. Эмбриональные структуры, возникновен которых можно отнести к явлениям аро- и алломорфоза, несомненно могут быть использованы при характеристике уровня развития или уровня организации того или иного таксона.

Уровень развития таксона определяется на основании анализа примитивности или подвинутости целого ряда морфологических признаков, относительно которых составлены эволюционно-морфологиче ские ряды. Чем больше число признаков рассматриваемого таксона относится к конечным членам эволюционно-морфологических рядов тем на более высоком уровне развития или прогрессивной организа ции находится данный таксон. При оценке уровня развития различных таксонов почти неизбежно приходится сталкиваться с явлением гетеробатмии /разноступенчатости/ или гетерохронии /разновозрас

...ти/ признаков, закономерности которой освещены в ботанике в ос... ...ном Е.Арбер, М.Невеллом и Дж.Паркиным /Arber e.a.,1907/,Б.Г.Ко... ...линским /1940/, А.Л.Тахтаджяном /1946, 1966/.

Специализированные эмбриональные структуры, как отмечалось, ... в таксономическом отношении, не представляют ценности как ...тели уровня развития, а скорее свидетельствуют о диапазоне ...тивной эволюции.

При использовании эмбриологических признаков для выяснения ...ственных отношений между различными таксономическими единицами необходимо учитывать широкое распространение явлений параллелизма в становлении внутренних структур генеративных органов покрытосе... ...ных - явление параллелизма мы понимаем согласно положению, вы... ...ному рядом авторов /Шмальгаузен, 1940; Романов, 1960; Пара... ..., 1967/.

Наличие параллелизмов в эволюции гомологичных органов покры... ...енных в известной степени ограничивает возможность исполь... ...ния особенностей их развития для установления родственных свя... ...ей между отдельными таксономическими единицами. В первую очередь ...связано с тем, что не во всех случаях можно с уверенностью ...вать, являются ли особенности развития данной структуры парал... ...ным или родственным сходством /т.е. унаследованными от обще... ... предка/.

При выяснении родственных связей между отдельными таксономи... ...ескими единицами цитоэмбриологические признаки имеют существен... ... значение, но только как дополнение к данным внешней морфоло... ...ии. Иначе говоря, нельзя судить о родственных связях различных ...сонов покрытосеменных лишь на основании данных цитоэмбриологи... ...ского метода. Выводы в этом отношении могут быть сделаны только ...утем анализа данных различных методов исследования.

При решении спорных вопросов систематики и родственных свя... ...ей таксонов на уровне родов и семейств с помощью сравнительно-...эмбриологического метода в тех случаях, когда данные цитоэмбрио... ...гии не совпадают с данными внешней морфологии, особую ценность представляют выводы, основанные на сопоставлении результатов срав... ...тельно-цитоэмбриологического, кариологического и биохимического ...тодов, до настоящего времени недостаточно применявшихся в этих ...ях. Так, П.Ф.Оксиюком /1937/ в семействе резедовых /Reseda-...ceae/ было установлено существование определенной согласованности между наличием или отсутствием париетальных клеток в нуцеллусе се-

мяпочек, количеством плодолистиков, формирующих гинецей, и числоı хромосом на основании эмбриологического и цитологического исслед(ваний девяти видов рода Reseda , относящихся к четырем секциям э: го рода.

На основе сравнительно-цитоэмбриологического исследования лı тиковых /Ranunculaceae / нами /Кордюм, 1959/ в этом семействе вы делено несколько групп, в которые входят виды с плодами как лист(ками, так и семянками, что не совпадает с большинством классифик(ций семейства, основанных на признаках внешней морфологии. Лишь некоторых системах семейства лютиковых встречается помещение в одну группу растений как с листовками, так и с семянками /Baillı 1868; Жукова Н.А., 1958/. У основания каждой из выделенных нами групп располагаются растения, характеризующиеся плодом листовкой Это свидетельствует о том, что образование плода семянки неоднократно могло иметь место в семействе лютиковых на протяжении его развития.

Сопоставление данных сравнительно-цитоэмбриологического исследования семейства лютиковых с данными кариологического и биохимического изучения /Gregory, 1941; Благовещенский и др., 1952/ показывает, что данные цитоэмбриологии довольно хорошо согласуют ся с выводами, полученными при применении двух последних методов исследования.

Как правило, в объеме одного естественного рода "надежные" в таксономическом отношении цитоэмбриологические признаки не ва- рьируют, поэтому их значение для диагностики видов неве ико, тем более оно ограничено на внутривидовом уровне. В то же время изве на изменчивость некоторых эмбриологических признаков в онтогенез наблюдающа..ся в пределах одной и той же популяции или даже особи что снижает или исключает их таксономическое значение. Так, в ча ности, следует использовать с большой осторожностью такой призна как форма генеративной клетки и особенно форма спермиев, вследст вие его значительной вариабельности часто у одних и тех же видов Вариации в форме и величине спермиев могут быть связаны с асинхронностью деления генеративных клеток различных пыльцевых зерен и, следовательно, с разновозрастностью спермиев, различной ориен тацией спермиев в пыльцевом зерне и, наконец, физиологическим со стоянием спермиев. Поэтому изучение формы спермиев различных вид следует, во-первых, проводить н.. точно идентифицированных одинак ..ых стадиях развития пыльцевых зерен и, во-вторых, параллельно

...ированным материалом исследовать соответствующие стадии на ...ом, что позволяет избежать ошибок в описании формы спермиев, ...ных с различной ориентацией их в пыльцевом зерне.

Не имеет таксономического значения количество средних слоев ...нки микроспорангия у видов с центробежным или центростремитель... типом формирования стенки /нередки случаи образования второ...среднего слоя/, расположение макроспор в тетрадах, наличие раз...ных типов зародышевых мешков в пределах одной особи и даже в ...личных семяпочках одной и той же завязи, вариации в раннем раз...тии зародышей /последовательность и направление делений клеток ...эмбрио первых четырех генераций/.

Для биосистематических исследований вопросов микроэволюции, ...также характеристики отдельных видов значительный интерес может ...представлять изменчивость на видовом и особенно внутривидовом ...вне таких показателей, как размеры пыльцевых и зародышевых меш... в ряде случаев форма пыльцевых зерен, жизнеспособность пыль...цевых зерен и зародышевых мешков, степень фертильности растений в ...ном по количеству плодов и семян, особенности размножения /амфи...миксис, апомиксис различных форм, амфиапомиксис, генеративная ви...випария/, а также особенности микроспорогенеза, в первую очередь ...мейоза, и образования тетрад микроспор /различные отклонения от ...нормы/. Такая изменчивость может быть связана с гетерогенностью ...популяций /в первую очередь с уровнем плоидности/, различной ге...нетической конституцией особей одной популяции, половой дифферен...циацией /потенциально-обоеполые женские и мужские цветки/ и, нако...нец, с особенностями экологии.

Баранов П.А. История эмбриологии растений. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. - 440 с.
Благовещенский А.В., Давыдова М.А., Преснякова М.А. К биохимической характеристике семейства лютиковых. - Бюл. Глав. ботан. сада, 1952, вып.14, с.29-34.
Герасимова-Навашина Е.Н. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. - Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1951,сер.7, вып.2, с.294-356.
Герасимова-Навашина Е.Н. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных. - Ботан. журн., 1954, 39, № 5, с.655-681.
Герасимова-Навашина Е.Н. Оплодотворение как онтогенетический процесс. - Ботан. журн., 1957, 42, № 11, с.1654-1674.
Герасимова-Навашина Е.Н. О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений. - Проблемы ботаники, 1958, вып.3, с.125-167.
Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые теоретические аспекты. - В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев: Наук.думка, 1971, с.133-152.

Жукова Н.А. Опыт построения системы семейства Ranunculaceae на основе анализа морфологического строя. - Проблемы ботаники,195 вып.3, с.97-107.

Кордюм Є.Л. Порівняльно-ембріологічне дослідження родини жовцевих - Ranunculaceae Д.С. - Укр. ботан. журн., 1959, 16, № 1,с.3 44.

Кордюм Є.Л. Особливості мікроспорогенезу у бутня запашного /Chaerophyllum aromaticum L. /.- Укр.ботан.журн., 1964, 21, № 4, с.49-53.

Кордюм Е.Л. Цитоэмбриология семейства зонтичных. - Киев: Нау думка, 1967. - 176 с.

Кордюм Е.Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. - Киев: Наук. думка, 1978. - 219 с.

Козо-Полянский Б.М. Законы филогенеза растений и дарвинизм.- В кн.: Растение и среда. М.-Л., 1940, с.43-46.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. - М.: Мир, 1971. 454 с.

Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. - М.: Изд-во иност лит., 1954. - 439 с.

Модилевский Я.С. Цитоэмбриология покрытосеменных. - Киев: На думка, 1966. - 370 с.

Оксіюк П.Ф. Порівняльне цитолого-ембріологічне дослідження родини Resedaceae. 1. Reseda і Astrocarpus.- Журн. Ін-ту ботаніки АН УРСР, 1938, № 12/20/, с. 1-46.

Парамонов А.А. Пути и закономерности эволюционного процесса. В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967, с.342-441.

Поддубная-Арнольди В.А. Значение эмбриологических исследован высших растений для систематики. - Успехи соврем. биологии, 1951, 32, № 3/6/, с.352-392.

Поддубная-Арнольди В.А. Значение эмбриологических исследований для построения филогенетической системы покрытосеменных растений. - Проблемы ботаники, 1958, вып.3, с.196-247.

Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. - М.: Наука, 1964. - 482 с.

Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. - М.: Наука, 1976. - 307 с.

Романов И.Д. Параллелизм в эволюции зародышевого мешка покрытосеменных. - В кн.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с.217-224.

Романов И.Д. Эмбриологические исследования и систематика. - В кн.: Проблемы современной ботаники. М.-Л.: Наука, 1965, с.79-80

Романов И.Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. - В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев: Наук.думка, 1971, с.72-113.

Савченко М.И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. - 110 с.

Северцов А.Н. Главное направление эволюционного процесса. М.-Л.: Биомедгиз, 1934. - 150 с.

Тахтаджян А.Л. Об эволюции гетерохронии признаков. - Докл. АН АрмССР, 1946, вып.5, с.79-86.

Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. - Л.: Изд-во АН СССР, 1954. - 212 с.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. - М.-Л., Наука, 1964. - 236 с.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений.- М.-Л Наука, 1966. - 610 с.

Шмальгаузен И.М. Пути и закономерности эволюционного процес- М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. - 231 с.
Яковлев М.С. Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных. - Проблемы ботаники, 1950, вып.3, с.168-195.
Яковлев М.С., Иоффе М.Д. Особенности эмбриогенеза рода Paeonia. - Ботан. журн., 1957, 42, № 10, с.1491-1503.
Arber E.A., Newell M.A., Parkin I. On the origin of Angiosperms. - J.Linn.Soc.Lond.Bot., 1907, 38, N 263, p. 29-80.
Davis G.L. Systematic embryology of the Angiosperms. New York e.a. Wiley , 1966. - 528 p.
Fagerlind F. Strobilus und Blüte von Genetum und die Möglichkeit aus ihrer Struktur den Blütenbau der Angiospermen zu deuten.- Ark. bot., 1946, 33A, N 8, S. 1-57.
Favre-Ducharte M. Nouvelles precisions sur l'organisation des gamétophytes ♀ de Torreya myristica (= T.californie) envisagées comme éléments d'interpretation des sacs embryonnaires des Angiospermes. - C.r. Acad. sci., 1964, 258, N 21, p. 644-661.
Gregory W.C. Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae. - Trans. Amer. Phil. Soc. New Series, 1941, 31, N 5, 443-521.
Johri B.M. Embryology and taxonomy. - In: Recent advances in the embryology of Angiosperms. Delhi, 1963, p. 395-444.
Maheshwari P. Embryology in relation taxonomy. - In: Vistas in botany, vol. 4, Delhi, 1963, p. 55-98.
Porsch O. Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und doppelter Befruchtung der Angiospermen. Jena, 1907.-54 S.
Schnarf K. Vergleichende Embriologie der Angiospermen. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1931. - 354 S.
Schürhoff P.N. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart, 1926. - 803 S.
Stockholm G., Söderberg E. Neue Beispiele der simultanen und sukzessiven Wandbildung in der Pollenmutterzellen. - Sven. bot. tidskr., 1918, 12, N 2, S. 189-201.

Е.Г.Судьина
Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

РОЛЬ БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Понятие синтетической теории эволюции включает в себя в первую очередь синтез генетических исследований и эволюционного учения, основанного Ч.Дарвиным. Становление этого синтеза началось в 30-е годы XX в. До того существовала довольно резкая разграниченность представлений о механизмах наследования признаков и материальных носителях информации у генетиков, с одной стороны, и познания закономерностей изменчивости, связанной с нарушением наследственной природы организмов и направляющим действием естественного отбора - с другой. В логике развития процесса познания широко распространенной оказывается закономерность первоначального

разграничения противоположных сторон одного и того же явления, которые определяют его и сосуществуют в неразрывном единстве. Это в значительной мере связано с дифференциацией процесса познания и е дискретным подходом. В результате складывается ситуация, когда пр типоволожности рассматриваются как взаимоисключающие, и в науке н чинается дискуссия, которая вовлекает целые исследовательские школы и может продолжаться многие годы. Разрешение наступает на основе нового методологического подхода к проблеме, когда торжествует целостное восприятие явления и происходит осознание единства противоположностей, определяющих не только саму суть явления, но и движущие силы его развития.

Типичным примером логики развития процесса познания путем си теза противоборствующих теорий о противоречивых сторонах явлени может служить формирование синтетической теории эволюции. В ней просто синтезируются теоретические основы генетики и эволюционно теории Ч.Дарвина, она создается на новой принципиальной основе результате осознания единства процессов случайной изменчивости ге нетического аппарата отдельных индивидов и закономерности сопряже ния развития экосистем. В этом проявляется важнейший принцип диалектико-материалистического детерминизма - самосопряжение систем и условий ее существования, что является движущим фактором развития.

Генетическая изменчивость индивидов и ее избирательное наследование, находящееся под давлением естественного отбора, определяют общий генофонд популяции, совокупность генотипов, специфику их реакции на изменение окружающей среды. Специфика генотипов вида отражает всю историю его развития, является ее следствием, результатом естественного отбора наиболее адаптативных и связанных с ними признаков.

Утверждение синтетического подхода к познанию эволюции еще встречает подводные рифы и связано с преодолением трудностей. В настоящее время биологи признают развитие живой материи, противоречие заключается в усматриваемых причинах изменчивости и механизмах ее направляющих. При этом вследствие недостаточной изученности молекулярных основ эволюционного процесса главные противоречия сосредоточиваются на микроэволюции. На молекулярный уровень в преобразованном виде перенесены идеи организмоцентризма, неоламаркизма, идеализма, финализма /Ермоленко, 1979/. Например, известный биолог П.Вентерберт выдвинул теорию "химического ламаркиз

согласно которой адаптивность мутации определяется "адаптив-ДНК-гормоном", который формирует новый ген, добавляющийся к закодированной информации. Движущие силы эволюции рассматриваются при этом как запрограммированные и локализованные внутри организма и управляемые по собственным законам развития. Подобным образом Ж.Моно ограничивает движущие силы эволюции молекулярно-генетическими перестройками. Подобные воззрения противопоставляются синтетической теории эволюции, продолжая тенденцию разрыва противоречивых сторон развития живой материи.

Причины редукционизма молекулярных биологов Р.С.Карпинская /1970/ усматривает в абсолютизации принципа "сведения" при решении проблем микроэволюции, являющегося следствием эмпирического стиля мышления, который отвлекает от специфики общетеоретического биологического знания. Использование конкретных знаний, полученных методами редукции в эволюционных построениях, возможно только в результате "осознанного и последовательного проведения мировоззренческих и методологических принципов, адекватных характеру современной науки" /с.55/. Эмпирический стиль мышления не дает достаточных понятийных оснований для охвата огромной структурной и функциональной дистанции между молекулярным и надмолекулярным уровнями организации живой материи. Исторический подход к изучению молекулярных явлений расширяет горизонты исследователя и в основу познавательного процесса кладет раскрытие всесторонних взаимосвязей и причинно-следственных отношений в формировании и развитии целостности высшего порядка. При этом констатация фактажного материала должна сочетаться и дополняться определенными методологическими и мировоззренческими принципами.

Процесс эволюции живой материи охватывает громадный временной период и сложнейшую иерархию прошлых и нынешних жизненных систем, познание становления которых должно включать не только начальные и конечные звенья организации, а всю совокупность структурно-функциональных переходов в процессе формирования живой материи. Поэтому в теории эволюции должны быть синтезированы не только знания о целостных системах и материальных носителях информации, но и о механизмах реализации этой информации, о функциональной значимости свойств синтезируемых систем, об обратных структурно-функциональных связях. Ведь одним из важнейших законов эволюции живой материи является апробация естественным отбором совокупности функциональных проявлений организма, генотипа, популяции, которая опре-

деляется и закрепляется структурными особенностями соответствующих биохимических систем. Биохимия организма это первый шаг от генотипа к фенотипу, это первое производное генотипа, но не его прямой отпечаток. Структура генотипа определяет биохимию организма, но не исчерпывает ее. Между ними находятся специфические законы считывания информации, обеспечивающие надежность сохранения биохимических структур при некоторых генетических нарушениях, физико-химические механизмы, определяющие самосборку и организацию систем, функциональная значимость межмолекулярных взаимодействий целостности в структурном и функциональном отношении. Биохимическая организация живых систем, вся совокупность процессов жизнедеятельности и многоканальные способы их регуляции формировались постепенно в процессе эволюции на основе взаимозависимости с генетическим аппаратом, являющимся частью единой биохимической системы организации живого. Может возникнуть вопрос - правомерно ли вообще говорить о биохимической организации живого? Правомерно, если при этом иметь ввиду использование с познавательной целью биохимических методов исследования организации и функционирования живой материи на молекулярном и надмолекулярном уровнях.

При изучении диалектики развития материи вообще и живой материи в частности мы исходим из общего принципа самоусложнения организации на основе самодвижения и самосопряжения с окружающей средой. Эти диалектико-материалистические принципы являются не только результатом логического мышления, они находят постоянное фактическое подтверждение в ходе анализа окружающей действительности.

Многочисленные исследования возможных путей предбиологической эволюции и формирования протобионтов вскрывают механизмы постепенного усложнения органических веществ и взаимодействий между ними вплоть до образования качественно новых сложных надмолекулярных полуизолированных систем со специфическим катализом превращения и обмена веществ. Первые этапы становления жизни можно связывать исключительно с эволюцией биополимеров, определявших устойчивость и лабильность структурной организации, надежность ее сохранения и главное катализ реакций, обеспечивавший преимущества существования такой системы, ее выживание и рост, а затем - размножение. Нельзя понять и познать исходные моменты эволюции жизни без раскрытия механизмов самосборки систем, автокатализа, первичных энергетических процессов с запасанием энергии за счет окружающей среды и использованием ее для эндогенных процессов синтеза. Биохимическая теория

происхождения жизни, созданная А.И.Опариным /1966/, хорошо аргументированная и признанная во всем мире, существенно дополняет теорию дарвиновской эволюции. Ч.Дарвин обосновал эволюцию на организменном уровне и оставил открытым вопрос о происхождении жизни, что использовалось противниками материализма как наиболее уязвимое звено.

Биохимические исследования первичных этапов становления жизни были необходимыми в общем плане развития эволюционных идей. Больше того, они не могли быть заменены исследованиями другого рода. Это направление работ в настоящее время нельзя считать завершенным и актуальным является их дальнейшее развитие. Особенно насущным оказывается выяснение механизмов первичного формирования обратных структурно-функциональных отношений между белками и нуклеиновыми кислотами, белками и другими компонентами системы, между системами и средой обитания, последовательности развития биосинтетических процессов, способов постепенного эндогенного совершенствования каталитических процессов абиогенной природы и синтеза нового на основе старого, обмена веществ и превращения энергии.

С совершенствованием технических возможностей, методов исследования и накопления фактических знаний обогащается эволюционная теория, углубляется наше представление о развитии живой материи. Теория эволюции - это развивающееся учение, которое должно синтезировать в себе достижения всех биологических дисциплин, использующих исторический подход в исследованиях. Однако основным существенным содержанием эволюционной теории должно быть выяснение механизмов самодвижения, причинно-следственных основ развития живой материи. Большая роль в этом отношении принадлежит изучению закономерностей эволюции на микроуровне - это необходимая ступень общего познавательного процесса.

Биохимическая эволюция не завершилась на этапе первичного становления жизни. Однако на организменном этапе ее проявление стало качественно иным, она получила большую соподчиненность целостности высшего порядка. При этом законсервировались основополагающие наиболее древние по происхождению процессы синтеза, элементарные звенья, составляющие биополимеры, узловые реакции метаболизма, главные механизмы наследования, воспроизводства и катализа.

Постепенно развивались системы, обеспечивающие надежность функционирования и выживания организма, совершенствовались фундаментальные процессы синтеза и обмена веществ и энергии, возникал полимор-

физм и дифференцировалась полифункциональность, обеспечивалась к оперативность работы отдельных систем и всего организма на основ обратных структурно-функциональных отношений. Продолжалась перестройка синтезов веществ, ведущая ко все большей спецификации о ганизмов. Формировалась способность организмов к вариабельности резервированию потенциальных возможностей. Совершенствовалась ор ганизация и как следствие - функционирование биополимеров и мног компонентных надмолекулярных систем. Специфика организменного эт па эволюции в постепенном слаженном усложнении иерархии явлений, ставляющих целостность, в большей соподчиненности составляющих к понентов целостности.

С.С.Шварц /1967/ усматривает принципиальное различие в хара тере влияния адаптационных изменений на генетический аппарат у р ных групп объектов. У примитивных организмов "изменение общего таболизма с большей долей вероятности распространяется на все кл ки организма, в том числе и на гаметы" /с.87/. "Совершенство эт реакции в процессе филогении прогрессирует" /с.88/ и постепенно нетический аппарат становится все в большей степени застрахованн от влияния внешних воздействий. Это в значительной мере связано увеличением объема наследственной информации, являющейся результ том исторического приобретения вида и резервом его потенциальной изменчивости.

Следует различать изменчивость, связанную с генетическими п реотройками,и регуляторную или биохимическую изменчивость,находя юся в пределах вероятностной реализации зарезервированн. х в гене ческом аппарате возможностей /Судьїна, Мельничук, 1976/.

Дупликация генов и полиплоидия обеспечивают эволюцию призн ков по при. ипу дополнительности или параллелизма. Их наследован и регуляция проявления многоканально контролируются естественным отбором по соответствию общей надмолекулярной организации и опре деленному функционально-адаптивному преимуществу. С.Оно /1973/по лагает, что скорость эволюции популяции определяется количеством альтернативных аллелей. Биохимический анализ структурной и функц ональной особенности синтезируемых ими белков обладает констатир ющей и предсказательной значимостью в характеристике направления эволюционных изменений. Особое значение при этом может иметь выяснение изменения субстратной специфичности ферментов,указывающе на появление качественно нового свойства.

А.М.Голдовский /1972/ важную роль в процессе эволюции отво... повышению степени использования полифункциональных возможностей веществ. По-видимому, полифункциональность, как и полиморфизм, может рассматриваться в качестве резерва эволюции.

Проблема развития полифункциональности заслуживает особого внимания. Например, с усложнением организации ферментных белков ... тенденция сужения их субстратной специфичности, одна... параллельно можно усмотреть процесс формирования полиферментных надмолекулярных комплексов, осуществляющих четко скоординированную последовательность сопряженных реакций.

В познании сущностных сторон эволюции важное значение имеет причинно-следственная постановка вопроса в изучении процессов биосинтеза веществ /СудьЇна, 1975/, которую следует рассматривать как ...ение истории становления и развития соответствующего процесса. Такие исследования помогут вскрыть механизмы структурно-функциональных связей в совершенствовании отдельных реакций и процессов в целом как основы саморазвития систем.

Следствием эволюции и ее резервом является множественность ...дотвенных веществ. Изучение путей их биосинтеза и его регуляции, ...нения соотношения их минорных и преобладающих компонентов, их ...цифической функциональной значимости на разных этапах эволюции ...но способствовать раскрытию причинно-следственных основ развития /Голдовский, 1972/.

Так в общих чертах можно характеризовать основные направления эволюционной биохимии. Исследования в этих направлениях должны внести весомый вклад в формирование синтетической теории эволюции.

Представленные направления своеобразно преломляются при решении конкретных задач относительно эволюции определенных классов биополимеров, надмолекулярных структурно-функциональных систем и процессов.

Основополагающими являются исследования закономерностей эволюции нуклеиновых кислот, осуществляемые школой А.Н.Белозерского /Белозерский, Мезников, 1972/. В результате раскрыты главные тенденции изменения общей организации нуклеиновых кислот /соотношения АТ- и ГЦ-пар, блоченность, метилирование и др./ в процессе эволюции и разработаны методы выяснения степени сходства организмов /% ГЦ-пар, гибридизация и др./. Дальнейшее развитие этих исследований представляет несомненный интерес и сулит большие перспективы. Особенно актуальны поиски специфических особенностей информа-

ционного аппарата высших растений. Установлена большая полиморф ность генетического аппарата у растений, чем у животных. Особое внимание привлекает роль полиплоидии, обеспечивающей не только увеличение объема информации, но и разнообразие ее изменения по принципу дополнительности, а следовательно, большую адаптабельность и скорость эволюции. К настоящему времени предложены три модели /Сонneборна, Везе, Крика/ организменной эволюции первичного генетического информационного кода аминокислот, которые не подкреплены, однако, корректными фактическими доказательствами и носят умозрительный в значительной мере спекулятивный характер /Шапвиль, Эппи, 1977/. Особенно привлекательным кажется выяснение путей сужения спецификации кода благодаря постепенному усилению уточняющего значения второго и третьего оснований, предусмотренному моделью Крика.

В связи с этим находится решение задачи более общего поряд ка о том, можно ли считать одним из важнейших принципов эволюци живой материи тенденцию сужения специфичности функциональных пр явлений на основе уточнения деталей структурной организации сис темы. При этом сужение функциональной специфичности отдельных к понентов должно сочетаться с расширением функциональных возможн стей целостной системы более высокого порядка благодаря надмолі кулярному структурно-функциональному сочетанию и регуляции уп ления их сопряженным действием. Проявление этого общего принци эволюции можно было бы усматривать в постепенном сужении субст ной специфичности ферментов и их организации в надмолекулярны плексах, в особенностях структуры мембран, в структурно-функци нальной специфике органелл, клеток, организмов.

А.В.Благовещенским /1966/ и его школой положено начало эв ционному подходу к исследованию белков и ферментов. Ими раскр основные тенденции эволюции их молекулярного веса, физико-химич ческих свойств, а также энергии активации биохимических реакций катализируемых ферментами. В настоящее время в ряде лабораторий мира ведутся сравнительные исследования фракционного состава бе ков, последовательности их аминокислотного состава, а также орг низаций их на третичном и четвертичном уровне. Это важнейшие по казатели, по которым можно определять эволюцию структуры белков ее сопряженность с их функциональными изменениями. Однако метод эти слишком трудоемки для их широкого применения. Дело усложняе ся необходимостью учитывать дивергенцию белков вследствие дупли

...ии генов и полиплоидии. Вследствие этого на повестку дня встает вопрос об учете внутривидового разнообразия белков,вариабельности их молекулярных форм. В результате требуется вероятностный подход в изучении эволюции белков, учитывающий диапазоны их изменчивости в пределах вида и надвидовых таксономических единицах. Весьма существенным оказывается изучение эволюции надмолекулярной организации белков в структурно-функциональных системах различной степени сложности. При этом в равной мере перспективным можно считать как выделение и анализ нативных систем, так и их моделирование. Важно выяснить тенденции усложнения надмолекулярной организации, определяющие функциональный, энергетический, регуляторный и адаптивный прогресс.

В настоящее время все больше углубляется и расширяется представление о сложности структурной организации и разнообразии функциональных проявлений углеводов и включающих их биополимеров. Б.Н.Степаненко /1977/ считает, что "именно углеводы и их производные определяют тонкую специфичность организмов" /с.4/; это обусловлено "самой структурой углеводов с огромным числом центров асимметрии, стереоизомеров и конформеров" /с.5/. Однако в эволюционном аспекте углеводам уделялось назаслужено мало внимания. Сейчас назрела настоятельная необходимость восполнить этот пробел и на основании сравнительного изучения их выяснить тенденции эволюции этого класса соединений на организменном уровне.

Огромным разнообразием отличается класс липидов, включающий около 200 жирных кислот и ряд сложных полимеров, состоящих из гидрофобных и гидрофильных компонентов. Липиды являются основополагающим структурным компонентом мембран, обеспечивающим их динамическую стабильность, организацию белковых глобул и специфически определяющим активность многих ферментов. Функциональная значимость и структура липидов еще недостаточно познана /Верещагин, 1972/. Преимущественно изучались глицериды, но и разнообразие их состава остается еще невыясненным для большинства объектов. Поэтому в эволюционном плане рассматриваются только такие самые общие признаки, как наличие триглицеридов и их суммарный жирнокислотный состав, наличие определенных жирных кислот, длина их углеродной цепи и степень насыщенности, а также природа гидрофильных компонентов у других липидов. Актуальной является более глубокая сравнительно-биохимическая характеристика структуры липидов и их функциональной роли в структурных, энергетических и ферментативных процессах.

В живой природе обнаружены десятки тысяч веществ, являющих продуктами вторичного метаболизма. Они широко используются в хе таксономии. Однако изучение эволюции надстроечного обмена продо жает оставаться актуальным. Много внимания развитию этих исслед ваний уделял А.В.Благовещенский и его школа, раскрывшие основны закономерности распространения веществ вторичного происхождения среди растений. В понимании этого вопроса большое значение имее изучение биосинтетических процессов. Сложностью процесса и глав ное длиной его надстроечной части, т.е. того участка процесса, котором эндогенный продукт первичного синтеза с помощью специфи ных ферментов начинает превращаться в новый вторичный компонент определяется эволюционный путь и степень специфичности соответс вующего вещества и объекта /Лукнер, 1979/.

Актуальным является изучение эволюции обмена веществ и пре вращения энергии. Особенно много неясных вопросов связано с воз никновением н вых ферментов, дивергентным и конвергентным синте зом аналогичных веществ, переломными моментами в типах питания и др. В книге Э.Брода "Эволюция биоэнергетических процессов"/19 хорошо представлены сведения о специфике энергопревращения у ра ных объектов и акцентировано внимание на проблемах, требующих д нейших исследований.

Изучение тенденций эволюции веществ и биохимических процес требует глобального подхода с охватом всего временного периода ществования живых систем включая абиогенез. Эта необходимость зана с тем, что именно на начальных этапах происходил отбор гла ных биокомпонентов и их формирование в целостность. Познать это период можно только изучением таких низкоорганизованных предста телей живой материи, как бактерий и синезеленые водоросли. Они ляются для биохимиков благодарными объектами, исследование кото позволяет моделировать первичные фазы становления процессов био теза, метаболизма, биоэнергетических механизмов и конструктивны структурных формирований. Важно познание общих для них явлений специфики видов, являющихся уникальными отпечатками периода ста новления биохимической организации. Детальное изучение этих объ тов позволяет также усмотреть тенденции, которые получили дальн шее развитие в последующей эволюции более организованных систем хотя просматриваются у них менее четко. Это касается как структ ры биополимеров, так и надмолекулярных систем /Судьина и др.,19 Например, характеризуя полисахариды, можно отметить огромное ра

...ржание составляющих их мономеров у бактерий и постепенное их ко-...личественное снижение у синезеленых и других водорослей до высших растений, где абсолютное преобладание получает глюкоза. Можно так-же проследить торжество отдельных биополимеров среди структурных и запасных соединений. Интересные сведения для эволюционных построе-ний дает изучение специфики фотосинтетического аппарата у фотосин-тетических бактерий и особенно у синезеленых водорослей, где впер-вые начинается использование воды в качестве донора электрона и протона. Сравнение их с более высокоорганизованными объектами по-зволяет отметить принципиальное различие биохимической эволюции на ранних этапах развития живой материи с постепенным возрастанием ее подчиненности целостным явлениям высшего порядка, но не с утра-той ее значимости.

Приведенные соображения показывают, сколь существенными явля-ются вклад и перспективы биохимических исследований для развития представлений об эволюции живой материи. Эти исследования дополня-ют сведения, получаемые другими науками на макроуровне и на уровне генетического аппарата, и совместно они обеспечивают создание син-тетической теории эволюции.

Благовещенский А.В. Биохимическая эволюция цветковых расте-ний. - М.: Наука, 1966. - 325 с.

Белозерский А.Н., Медников Б.М. Нуклеиновые кислоты и систе-матика организмов. - Знание. Сер.биолог., 1972, 2. - 48 с.

Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. - М.: Мир,1978.- ...3 с.

Верещагин А.Г. Биохимия триглицеридов. - М.: Наука, 1972. - ... с.

Голдовский А.М. О закономерностях биохимических изменений ор-ганизмов при их морфологическом усложнении в ходе эволюции. - В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с.83-95.

Ермоленко М.Т. Некоторые особенности современного эволюциониз-ма во Франции. - В кн.: Вопросы развития эволюционной теории в XX в. Л.: Наука, 197[illegible], с.85-91.

Карпинская Р.С. Биологический редукционизм и мировоззрение. - Вопр. философии, 1979, 11,с.45-55.

Лукнер М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. - М.: Мир, 1979. - 548 с.

Оно С. Генетический механизм прогрессивной эволюции. - М.:Мир, 1973. - 227 с.

Опарин А.И. Возникновение и начальное развитие жизни. - М.: Ме-дицина, 1966. - 203 с.

Степаненко Б.Н. Химия и биохимия углеводов. - М.: Высшая шко-ла, 1977. - 223 с.

Строение ДНК и положение организмов в системе.- М.: Изд-во Моск. гос.ун-та, 1972.

Судьїна О.Г. Еволюційний підхід до вивчення біохімічних про-цесів на прикладі становлення біосинтезу хлорофілу. - Укр.ботан. журн., 1975, 32, № 5, с.545-562.

Судьїна О.Г., Мельничук Г.Г. Принципи використання біохімічних ознак у таксономії рослин на прикладі білкових комплексів базидіальних грибів. - Укр.ботан.журн., 1976, 6, с.561-577.
Судьина Е.Г., Шнюкова Е.И., Костлан Н.В. и др. Биохимия синезеленых водорослей. - Киев: Наук. думка, 1978. - 262 с.
Шапвиль Ф., Эппи А.-Л. Биосинтез белка. - М.: Мир, 1977. - 315 с.
Шварц С.С. Современные проблемы эволюционной теории. - Вопр. философии, 1967, 10, с.143-153.
Эволюционная биохимия растений. - М.: Наука, 1964. - 143 с.

Д.Н.Доброчаева
Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

О НАПРАВЛЕНИИ МОРФОГЕНЕЗА БУРАЧНИКОЦВЕТНЫХ /BORAGINALES HUTCH./ ПО ДАННЫМ ФЛОРОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Филогенетическая систематика пользуется обширным арсеналом методов исследований для познания макро- и микроструктур организмов, составляющих фитотаксоны различных рангов, их эволюции, истории развития. Среди них такие испытанные методы познания, как сравнительно-морфологический, эколого-морфологический, географический, палеоботанический, палинологический, биохимический, физиологический, эмбриологический и др.

Совокупность этих методов дает наиболее полное представление о природе исследуемых объектов, равно как и каждый из них проливает свет на структуру, взаимосвязи, процесс становления, совершенствования, распространения таксона любого ранга /вида, рода, семейства/.

Рассмотрим один из новейших методов филогенетической систематики - флорогенетический метод, позволяющий восстанавливать время и центры первичного развития видов, родов, семейств и целых флористических комплексов определенных регионов, а также изучать филогению той или другой систематической группы растений на основе подробного исследования ее современного экологогеографического распространения и природного районирования Земли на флористические царства, области, провинции, районы.

"Флорогенетика, - писал основоположник этой науки М.Г.Попов /1963, с.18/,- это та часть ботанической географии или географии растений /фитогеографии/, которая изучает историю флор земного шара, их зарождение /генезис/, миграции и трансформации в связи с геологическими процессами, происходившими на земле иначе говоря

в связи с геоисторическими условиями... Флорогенетика изучает, где, как и когда /почему/ образовалась любая из реальных систематических единиц, входящих в данный флористический комплекс..."Другими словами, изучение морфологии и географии современных видов позволяют читать страницы истории их развития. При этом подразумевается, что возникновение любого вида, характерного для данного естественного района, является результатом развития /истории, генезиса/ самого района вплоть до его современного состояния.

"Эндемичный или характерный /субэндемичный/ вид, - писал еще ранее М.Г.Попов /1950, с.72-73/, - показывает особенности в развитии района, является идиограммой, надписью, поясняющей историю района. Эту надпись, выраженную в морфологии и экологии вида, нужно расшифровать, суметь прочесть. Для этого нужно, чтобы знак, идиограмма вида были сопоставлены, связаны с историей района, чтобы для вида был определен возраст, когда он появился в районе, путь, по которому он туда пришел, а морфологические его особенности должны быть пояснены природными особенностями района, ибо они не могли появиться вне этих особенностей, вне связи с ними". Таким образом, суть флорогенетического метода состоит в том, чтобы "проецировать систему рода вплоть до видов на карту природного районирования Земли с тем, чтобы изучать развитие рода на фоне природных районов Земли и одновременно с развитием последних, а образование видов, свойственных тому или иному району, ставить в соотношение, в неизбежную связь с историей самого района, его генезисом. Вся систематика организмов должна быть сведена таким путем на Землю, на реальную пеструю и во времени /геологическом/ изменяющуюся палитру естественных районов Земли, и филогении родов, их расчленение на секции и виды должны пониматься и излагаться как следствие генезиса природных районов, их дифференциации, их современных и геологических прошлых особенностей".

М.Г.Попов неоднократно подчеркивает, что в живых современных формах есть очень много свидетелей прежней истории флор. Но "чтобы сколько-нибудь реально судить об этих вопросах, - пишет автор /Попов, 1963, с.19/, - нужно, естественно, знать те роды, виды, разновидности, которые существуют на Земле, ибо даже общая теория эволюции говорит не о каком-то космическом явлении, а о том, которое происходило на Земле и выразилось в реальных современных родах, видах и т.д.".

На примерах критической обработки ряда современных родов,пр веденной им в разное время - Zygophyllum /1925/, Cicer /1929/,Н liotropium /1931/, Erigeron /1940, 1948/, Eremostatis /1940/,On sma /1947, 1950/, Rindera /1950/ и других, автор восстанавливает геологическую историю Средиземноморья, проводит ее естественное эколого-географическое районирование. Изучение систематики и при веденный на этой основе экогенетический анализ современных видо рода Onosma , например, позволили М.Г.Попову /1950/определить во раст флоры Древнего Средиземья как миоцен-плиоценовый, неогено- вый, а основными источниками, предковыми флорами считать палеоге новые субтропические флоры.

В своих работах М.Г.Попов придает большое значение влиянию условий окружающей среды на формирование растительных комплексов и отдельных родов, видов. "Эволюция, - писал он /1927, с.239/, - является не чем иным, как постоянным изменением растительных фор под влиянием условий, которые произвольно изменяются,и одновреме но процесс адаптации, который регулируется внутренними особеннос ми организма... Для меня лично, - продолжает автор, никакая эвол ционная теория /как для всего растительного мира, так и для любо его части, до рода и вида/ не стоит многого, если она обходит бе внимания экологическую сторону вопроса".

О позитивном характере таких выводов М.Г.Попова положительн говорит и примерами подтверждает их действенность М.В.Культиасов /1972/. Общие вопросы флорогенетики /методики флорогенетического анализа/ детально проанализированы и дальше развиты В.Г.Хржанов ским /1958, 1959/. Автор предложил дополнить методы исследования филогенетической систематики и флорогенетики еще методом эколого географического анализа. Суть последнего состоит в том, чтобы пр ецировать на пестрый фон условий существования, который обнаружи вается в пределах флористических районов и округов, наиболее выр женные и характерные признаки свойств группы родственных видов, не известных местонахождений самих видов. Анализируя флорогенет ческий метод в систематике растений, В.Г.Хржановский /1966, с.12 также подчеркивает, что в задачу этого метода входит "не только яснение времени и места возникновения флористических комплексов видов, их слагающих, но и изучение закономерностей видообразован и природная характеристика территорий. Филогенетическая системат ка и филогения - родственные, взаимосвязанные и взаимопроникающи науки".

Флорогенетический метод исследований ныне широко применяется ...ими авторами при критическом изучении отдельных таксонов или ...иональных флор. Примером может служить флорогенетический ана... остролодочников и астрагалов Средней Сибири, приведенный А.В.По-...ным /1964, 1965/, а также оригинальный труд Р.В.Камелина /1973/, ...вшийся флорогенетического анализа естественной флоры горной ...дней Азии , проведенный на примере ряда родов этого региона ...pulus, Platanus, Pistacea, Allium и др./.

Флорогенез как специфическую форму развития растительного ми... рассматривает в одной из своих недавних работ А.И.Толмачев ...74/. Флорогенетический метод исследований в систематике особен... важен и ценен тогда, когда недостаточны или отсутствуют палео...инологические, палеокарпологические и палеоботанические дан... по тому или другому таксону интересующего нас региона, как это ...ет место с представителями бурачникоцветных /Boraginales Hutch/ ...пийской части СССР и других рагионов мира.

В многочисленных исследованных многими авторами спорово-пыль...ых комплексах /Никитин, 1927, 1928, 1931; Гричук, 1940, 1946, ...; Пьявченко, 1941, 1948; Чигуряева, 1950, 1951, 1952, 1956; ...енко, 1970; Щекина, 1953, 1967; Anderson, 1961, "Атласы" по ...рово-пыльцевым комплексам, 1956, 1960/, а также данных по изу...нию отпечатков листьев или плодов /Porobur,1876; Шмальгаузен, ...; Палибин, 1901; Криштофович, 1911; Краснов, 1911; Персидский, ...; Станиславский, 1950/ бурачниковые упоминаются очень редко. ...идимому, это объясняется тем, что их пыльца плохо или совсем ...фосилизируется, особенно в степных карбонатных почвах, и поэто...не сохраняется в отложениях. Исключение составляют некоторые ...едставители луговых формаций, например, рода Symphytum , о ко...ром упоминает Андерсон /Anderson, 1961/ при анализе четвертич... отложений. В работах других авторов, определяющих возраста ...р прошлых периодов по палеопалинологическим данным, бурачнико...тные в споровопыльцевых спектрах не упоминаются. Не найдены от...чатки и их вегетативных частей.

Между тем бурачникоцветные представляют собой одну из весьма ...ресных в теоретическом и практическом отношениях группу выс... растений, объединяющую около 100 родов и более 2000 видов,рас...остраненных на всех континентах земного шара, но наиболее широ... тропической, субтропической и отчасти северной умеренной об...астях Земли. Многочисленны бурачниковые также в Средиземноморье

и Тихоокеанской Северной Америке, наиболее в Калифорнии. Арктиче ской области обоих полушарий и альпийским поясам гор свойственны лишь единичные представители этой группы растений.

Бурачникоцветные отличаются многообразием жизненных форм и морфологических структур. Среди них имеются древесные, кустарниковые и травянистые формы, растения с актиноморфным и зигоморфным венчиком, с различным строением гинецея и андроцея, с сочными и сухими плодами и др. Все это позволило исследователям рассматривать бурачникоцветные в составе ряда подсемейств /Cordioideae, Ehretioideae, Heliotropoideae, Boraginoideae, Wellstedioideae / которые другими авторами нередко принимаются за самостоятельные семейства /Cordiaceae, Ehretiaceae, Heliotropiaceae, Boraginaceae Wellstediaceae /, объединяемые в один порядок Boraginales Hutch. Независимо от понимания объема составляющих порядок систематичес ких единиц всем представителям этого порядка свойственен особый жесткого щетинистого опушения на стебле и листьях /за исключением немногих его представителей/, откуда и первичное название семейства - жестколистные /Asperifoliae или Asperifoliaceae / и общий для всех бурачникоцветных тип соцветия - завиток, до цветения об но улиткообразно свернутый. Многие представители этого порядка м гут быть примерами при решении ряда общих вопросов таксономии, ф логенетической систематики, ботанической географии, истории разв тия флоры и, разумеется, направленного морфогенеза вегетативных генеративных органов.

Прежде всего о морфогенезе сомы. Как известно, среди вопро сов, касающихся истории развития растительных форм, М.Г.Попов ос бое значение придает предложенной и развитой им гипотезе ступенч той трансформации /соматической редукции/ исходной /первичной/ жи зненной формы покрытосеменных. Он считает, что соматическая реду ция /эволюция жизненных форм покрытосеменных/ осуществлялась от древесных до травянистых форм по такой схеме дерево - лиана - кустарник - /полукустарник/ - многолетняя трава /двулетник/ однолетник /Попов, 1948/ или вечнозеленое дерево - лиана /куст ник/ - многолетняя трава - однолетник /Попов, 1963/.

Теория соматической редукции достаточно хорошо изложена в р ботах многих отечественных и зарубежных ученых в связи с решение общих вопросов филогении покрытосеменных растений. Как отмечает В.Г.Хржановский /1964/, эта теория впервые была предложена еще в начале нашего столетия Галлиром /Hallier,1902/ и частично Джефер

..rray,1899/. Затем она нашла свое выражение в работах Имса / ...,1911/, Бейли /Bailey,1911/, Синнота и Бейли /Sinnot and Bai- 1914/. Значительно позднее разработке этой теории посвящает ... труды кроме Бейли /1944, 1956, 1971/, Корнер /Corner,1949/ и ... /Hansen,1956/.

Из отечественных ученых теория соматической редукции впервые ... обоснована, как отмечалось, М.Г.Поповым /1940, 1948, 1963/. ... ее поддержали и дальше развивают В.Г.Хржановский /1940,1954, ...б, 1959, 1966/, М.И.Ильин /1950/, И.Г.Серебряков /1952,1954, ..., 1962/, А.Л.Тахтаджян /1943, 1954, 1964, 1970/, А.Л.Яценко-...ский /1955/, В.Н.Голубев /1957а, 1957б, 1959, 1960/, Я.И.Про-... /1964/, А.П.Хохряков /1964/, В.П.Зосимович /1965/ и др.

Подытоживая высказывания о теории соматической редукции, ... Хржановский /1964/ пишет, что ее авторы придерживаются той ... зрения, что покрытосеменные произошли от голосеменных и до-... своего могущественного развития в условиях палеогенового ... и влажного леса. Бейли /Bailey,1949/ полагает, что роди-... покрытосеменных являются Малезия и Австралезия. Но, возможно, ... оснований имеет А.Л.Тахтаджян /1954/, который считает,что ... первичных покрытосеменных следует искать в странах субтро-...ской зоны Восточной Азии /Древняя Капталазия/. Тот факт, что ... голосеменных нет трав, свидетельствует о том, что первичные ...рытосеменные были деревьями. Свои выводы о тропогенном характе-... покрытосеменных исследователи подтверждают прежде всего анали-... современного состава флоры по отдельным зонам земного шара.Из ... количества этой группы растений - свыше 200 тыс. видов - ...пической зоне /влажные тропики/ произрастает 120 тыс. /60%/, субтропической - около 20 тыс. /10%/. Упомянутые исследователи ...матривают трансформацию жизненных форм покрытосеменных по та-... трем основным этапам, приблизительно согласовано с геологиче-...й историей:

		однолетники /аридная линия развития/
...рево - лиана или кустарник - трава		многолетники /криофильная линия развития/
...леоген/	/Неоген/	/четвертичный период/
Влажные тропики		Холодные бореальные области Аридное Средиземноморье

"Травы возникли из деревьев путем неотении", - пишет А.Л.Т таджян /1954/, подразумевая под неотенией приостановку онтогене как бы "растянутое ювенильное состояние древесных типов".

В.Г.Хржановский /1954/, ссылаясь на работы Корнера /Corner 1949/ и Гансена /Hansen,1956/ определяет хронологию жизненных ф таким образом: мегафанерофиты и мезафанерофиты - мел, микрофане ты и лианы - палеоген, нанофанерофиты, гелиокриптофиты и геофит неоген, хамофиты и терофиты - плейстоцен.

Движущей силой эволюционного развития - трансформации дере в кустарник, а кустарника в траву, по определению многих авторо была, таким образом, дифференциация климата на Земле, развитие лодной и полярной зоны на севере и высоко в горах, развитие обл тей с аридным климатом в глубине материков. Эволюционный морфог нез, в основе которого лежат климатические изменения, привел к разованию новых жизненных форм в каждой из зон земной поверхнос

Современное позональное исследование конкретных семействен ных или родовых комплексов в плане соматической эволюции от исх ной древесной биоморфы к морфе наиболее редуцированной травянис однолетней позволяет определить реальный ход и движущие силы фи генетического морфогенеза и на этом основании развивать учение виде и общих процессах видообразования.

Некоторые исследователи, например Н.Н.Цвелев /1970/, обсуж вопрос о направлениях соматической эволюции покрытосеменных, сч ют, что современные древовидные формы произошли от менее специа зированных гипотетических травянистых предков путем гипергенез са - явления, как полагают, весьма распространенного в соответс вующих благоприятных физико-географических условиях. Однако э гипотеза нам кажется неприемлемой, если речь идет о флоре бурач коцветных. История развития этой группы растений раскрывается основе флорогенетического анализа, базирующегося на изучении мо логии и географии современных представителей этого порядка, по торым легко проследить полный ряд соматической редукции или сту чатой трансформации первичной жизненной формы - дерева /тропики субтропики/ к травянистому типу растения /умеренные и холодные ны обоих полушарий/.

В тропиках и субтропиках Старого и Нового Света и ныне сос доточены исходные древесные формы бурачникоцветных /например, б шой род Cordia с его почти 300 видами, которые населяют тропич кую Африку и несколько больше тропическую Америку; семейство Eh

[illegible] с его 100 древесными и кустарниковыми видами; большая часть гелиотропиевых – свыше 500 видов также представлена деревьями и кустарниками в тропиках и субтропиках Западного и Восточного полушарий/. Вместе с другими группами покрытосеменных растений тропического происхождения бурачникоцветные существуют с мелового периода /об этом свидетельствует тот факт, что один и тот же род, например Cordia, равно населяет палео- и неотропики/ и дошли до наших дней в виде тех же лигнозных типов в тропиках и субтропиках и травянистых форм, главным образом ксерофитных многолетников или однолетников, в условиях умеренного и холодного климата.

Таким образом, ранние древесные типы бурачникоцветных, как и другие группы покрытосеменных, возникли в среднем мелу, в условиях влажных тропико , где и теперь они наиболее распространены.

В неогеновое время /в конце миоцена и в плиоцене/ из остатков палеогеновых флор, а также в результате формообразовательных процессов в связи со снижением температур, а в основном вследствие снижения влажности в области Древнего Средиземноморья сформировалась специфическая древнесредиземноморская флора, отличающаяся ксерофилизированными типами растений. Древнее Средиземноморье является областью обширного развития цветковых, в том числе и вторичным центром развития бурачникоцветных. Именно здесь эта группа растений представлена ксерофитными многолетниками или однолетними травами, отличающимися от тропических древесных типа кордиевых и тропически-субтропических эретиевых и гелиотропиевых.

Бурачникоцветные Восточной, как собственно и Западной Европы, в своем происхождении связаны главным образом с древнесредиземноморским центром их развития. За пределы Средиземноморья они вышли сравнительно небольшим количеством родов и видов, которые дали начало новым, в основном автохтонным, наиболее понтическим образованиям.

Касаясь направления морфогенеза генеративных органов бурачникоцветных, целесообразно прежде всего определить место этой группы растений в общей системе покрытосеменных, чтобы выяснить, какие из морфологических признаков являются первичными, более примитивными, а какие – прогрессивными. Однако несмотря на длительную историю изучения эволюционной морфологии растений, досконально сведенной в известных работах А.Л.Тахтаджяна /1948, 1956,1964/, как и большего числа других работ по эволюции и филогенетической

систематики растений, до сих пор не определено точное место бурачникоцветных в системе покрытосеменных. Это и не удивительно, так как до настоящего времени в мировой ботанической науке неизвестна филогенетическая система растений, которая бы явилась общепризнанной, в которой каждая из ее составных частей заняла бы свое точно определенное место. Даже в схемах филогенетических взаимоотношений порядков цветковых растений одного и того же автора - А.Л.Тахтаджяна бурачникоцветные рассматриваются то в качестве самостоятельного порядка Boraginales Hutch. /Тахтаджян,1966/, производного от порядка Polemoniales Berth et Hook, или непосредственно связанного с ним то вся группа бурачникоцветных включена непосредственно в порядок Polemoniales /Тахтаджян, 1970/. Несомненно лишь одно, что бурачникоцветные /кордиевые, эретиевые, гелиотропиевые, собственно бурачниковые и вельштедиевые/ по характеру опушения, строению соцветия, цветка,ортотропному размещению семян близки, с одной стороны, к водолистниковым /Hydrophyllaceae /, которые обычно включаются в один с бурачникоцветными порядок. С другой стороны, бурачникоцветные близки к губоцветным, у которых верхняя завязь также вначале двухгнездная, затем вследствие разрастания ложных перегородок - четырехгнездная, а плод - четырехорешковый. Строение околоплодника бурачникоцветных /собственно гелиотропиевых/ также подобно его строению у губоцветных: в том и другом случае наружный слой клеток имеет утолщенные целлюлезовидные оболочки, а следующий за ним слой составлен из клеток с одревесневшими оболочками.

По строению венчика бурачникоцветные, как известно, относятся к группе /классу или подклассу/ спайнолепестных растений /Sympetalae/, а спайнолепестность /гамофилия/ является более прогрессивной по сравнению с раздельнолепестностью /диафилией/, и все спайнолепестные как "имеющие признаки прогресса" стоят на вершине генеалогического дерева. По этому принципу А.Л.Тахтаджян еще в более ранних работах /1942, 1950/ строит систему высших растений. Случаи разделения /диализм/ чашечки, свойственные, например, родам Symphytum L., Rochelia Reichenb. и многим другим представителям спайнолепестных /Primula L., Gentiana L., Campanula L. Polemonium L., Convolvulus L.,Solanum L.др./, по мнению автора, следует рассматривать как явление атавизма.

В общем же живой природе, как и любой ее составной части,свойственна прогрессивная эволюция, в результате которой в организме возникают глубокие изменения, названные А.Н.Северцовым /1939/ ароморфозами, а А.Л.Тахтаджян /1954/ - арогенезом.

Прогрессивные изменения - общий прогресс во всех случаях рассматривается либо как результат дивергенции признаков, которая подчинена общим процессам эволюционной редукции, либо как форма приспособительной эволюции.

Закон общего прогресса находит свое выражение в последовательном изменении типов растений на протяжении всей истории растительного мира. Наряду с общим прогрессом - приспособительной или дивергентной эволюцией в природе имеет место и частичный прогресс - "прогрессивная эволюция более узкого масштаба", которая не приводит к общему повышению уровня организации. К таким частичным изменениям относится и явление зигоморфизма, свойственное цветкам губоцветных, а из представителей бурачникоцветных - роду Echium L. или в меньшей степени роду Caccinia Savi. Это явление как результат частичного прогресса, очевидно, связано с приспособлением к опылению насекомыми /энтомофилией/. Зигоморфный венчик у Echium - это тот же долиоморфный венчик, где нет расчленения на трубку и отгиб, без сводиков в зеве, который свойственен, например, роду Onosma L.

Не трудно себе представить, что триба литоспермовых /Lithospermeae DC./, к которой принадлежит громовик /подтриба Onosminae M.Pop. /, в своем филогенетическом развитии непосредственно связана с трибой Echiae DC.

Морфогенез здесь мог идти от трубчато-колокольчиковидного типа актиноморфного цветка, свойственного первой трибе, до зигоморфного цветка, которым обладает вторая триба. В других же типах цветка/брахиморфных типа незабудки и мезоморфных типа анхузы/ трудно определить путь последовательных морфологических изменений или установить взаимосвязи между ними и типом цветка у громовика или синяка. Несомненно, тут может идти речь лишь об отдельных линиях развития, отдельных филогенетических рядах, которые в результате дивергенции признаков отделились от более давних форм, по своему строению не сходных с типом современных.

Данные палинологических исследований, сведенные в работе М.Аветисян /1956/, показывают, что у современных представителей бурачникоцветных можно проследить их филогенетическое развитие от трехборозднопорового типа микроспор, свойственного некоторым тропическим представителям этой группы /кордиевым, эретиевым, гелиотропиевым, а, возможно, и собственно бурачниковым/, к типу многопоровых микроспор, с одной стороны, и к типу, где бесспоровые бороздки чередуются с бороздками поровыми - с другой. Некоторым предста-

вителям рода Cordia L. свойственен еще более древний, чем трибороздпопоровый, тип микроспор - тип трипоровых.

По мнению А.Л.Тахтаджяна /1954/, эволюция микроспор вообще шла в направлении от трибороздных форм к многопоровым формам. В этом плане эволюция микроспор бурачникоцветных полностью подтверждает общие выводы о развитии покрытосеменных растений в целом.

У бурачникоцветных закономерно изменялась и форма микроспор от эллипсоидальной, свойственной тропическим древовидным кордиевым или эретиевым, до округлой с утолщенными краями /травянистые бурачниковые/. Экзина микроспор у древовидных представителей бурачникоцветных сетчатая, шиповидная или крупнозернистая, у травянистых же представителей этого порядка микроспоры с гладенькой поверхностью экзины.

Морфогенез плодов бурачникоцветных следует рассматривать как переход от более древнего типа костянковидного плода, свойственного тропическим кордиевым и эретиевым,к сухим плодам гелиотропиевых, у которых /род Tournefortia L. / также всегда наблюдается расчленение перикарпа на многослойную внутреннюю склеризированную ткань с одревесневшими клетками и внешнюю "мякоть".

Самостоятельной филой шла эволюция плодов собственно бурачниковых, у которых околоплодник лишен многослойной твердой внутренней зоны. Твердые слои здесь сконцентрированы в наружной зон Характерные экзокарпические выросты и изменения, свойственные различным представителям собственно бурачниковых /крючковатые шипик бугорки, морщинки/, не могут рассматриваться как закономерные и последовательные изменения в цепи общего прогресса. Скорее всего в результат частичной эволюции, связанной с различным способом диссеминации /эпихория, эндохория, синхория, мирмекохория, энтомохория и т.д./, на что обращает внимание в своих микрокарпологических исследованиях и А.И.Федосеева /1963/.

Согласуя морфогенез генеративных органов с эволюцией жизненных форм - морфосоматической редукцией бурачникоцветных, можно с уверенностью отметить, что именно эта группа спайнолепестных покрытосеменных сохранила едва ли не самое большое количество живых доказательств - многочисленные тропические древесные кордиевые, эретиевые и гелиотропиевые, близкие к травянистым бурачниковым умеренной и холодной зоны/, которые позволяют наметить редукционный ряд дерево - куст - трава применительно к эколого-ценотическим особенностям районов флоры земного шара и исследования которых целесообразно вести с помощью флорогенетического метода.

Аветисян Е.М. Морфология микроспор бурачниковых. - Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР, 1956, № 10, с.7-66.
Артюшенко А.Т. Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде. - Киев, Наук, думка, 1970. - 174 с.
Атлас миоценовых споро-пыльцевых комплексов различных районов СССР /Под общей ред. И.М.Покровской - М.: Госгеолтехиздат, 1956. -
Атлас нижнемеловых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР /Под общей ред. И.М.Покровской. - М.: Госгеолтехиздат, 1964. - 552 с.
Атлас олигоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР /Под общей ред. И.М.Покровской. - М.: Госгеолтехиздат, 1956. - 312 с.
Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР /Под ред. И.М.Покровской и Н.К.Стельмах. - Л.: Госгеолтехиздат, 1960. - 575 с.
Атлас эоценовых и верхнемеловых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР /Под общей ред. И.М.Покровской. - М.: Госгеолтехиздат, 1960. - 557 с.
Голубев В.Н. О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесо-луговой зоны. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, 1957, 62, вып.6, с.35-57.
Голубев В.Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений. - Ботан. журн. АН СССР, 1957б, 42, № 7, с.1055-1072.
Голубев В.Н. О морфогенезе деревянистых растений и путях морфологической эволюции от деревьев к травам. - Бюл. Моск.о-ва испыт. природы, 1959, 64, вып.5, с.49-60.
Голубев В.Н. О месте полукустарников в ряду эволюции жизненных форм от деревьев к травам. - Бюл. Гл. ботан. сада, 1960, вып. 36, с.77.
Гричук В.П. О пыльцевой флоре четвертичных отложений /лесов и других пород/ юга Европейской части СССР. - Изв. АН СССР. Сер.геогр. и геофизич., 1940, № 4, с.599-616.
Гричук В.П. К истории растительности Европейской части СССР в четвертичном периоде. - Тр. Ин-та географии АН СССР, 1946, 37, с.266.
Зосимович В.П. Жизненные формы, полиплоидия и эволюция видов семейств центросеменных. - В кн.: Цитология и генетика. Киев: Наук. думка, 1965, с.5-38.
Ильин М.М. Поликамбиальность и эволюция. - Проблемы ботаники, 1950, вып.I, с.232-249.
Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. - Л.: Наука, 1973. - 355 с.
Краснов А.Н. Начатки третичной флоры юга России. - Тр. О-ва испыт. природы. Харьков, 1911, с.148-253.
Криштофович А.Н. О растительных остатках третичных песчаников ...ской губернии. - Зап. Минер. о-ва, 1911, 47, № I.
Культиасов М.В. Экологический принцип основ "Флорогенетики" М.Г.Попова. - В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972, с.182-191.
Никитин П.А. Предварительная заметка об исследовании истории растительности Воронежской губернии за послемэотическое время. - ... почвоведа, 1927, № I-2.
Никитин П.А. Послепонтические ископаемые флоры в Воронежской губернии и эволюция ее растительности. - Природа, 1928, № 4,с.397-
Никитин П.А. О возрасте лихвинской флоры. - В кн.: 25 лет научно-педаг.и общ.деят.акад.Б.А.Келлера. Воронеж, I 31, с.400.

Палибин И.В. Некоторые данные о растительных остатках белых кварцевых песков и песчаников южной России.- Изв.Геол.ком., 1901, 20, № 8.

Персидський Д.Я. Про відбитки рослин на пісковиках полтавсь-го поверху р.Осикова. - Вісн. Геолог.-розв.управл., 1929, 14, ок-мий відбиток, с.4.

Положий А.В. Флорогенетический анализ остролодочников Средн Сибири. Уч.зап. Томск. ун-та. Биол. и почвовед., 1965, 51, с.18-

Положий А.В. Флорогенетический анализ среднесибирских астра-лов. Изв. Томск. отд. Всесоюз. ботан. о-ва, 1964, вып.6,с.45-51.

Попов М.Г. Основные черты истории развития флоры Средней Аз Бюл. САГУ, 1927, 15, с.221-278.

Попов М.Г. Новые виды рода Erigeron из Средней Азии. - Бота материалы герб. Ботан.ин-та АН СССР, 1940, 8, № 4, с.49-56.

Попов М.Г. Род Erigeron в горах Средней Азии. - Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер.I. Флора и систематика высших растений, 1948, № 7, с.7-11.

Попов М.Г. О применении ботанико-географического метода в си-стематике растений. - Проблемы ботаники, 1950, вып.I, с.70-108.

Попов М.Г. Основы флорогенетики. - М.: Изд-во АН СССР, 1963 134 с.

Проханов Я.И. Эволюция листа деревянистых двудольных расте-ний. - Тр. Моск. о-ва испыт. природы, 1964, 13, с.54-66.

Пьявченко Н.И. Былые леса и климат центрально-черноземных об-ластей Европейской части СССР по данным пыльцевого анализа торфа Сов. ботаника, 1941, № 3, с.12-21.

Пьявченко Н.И. Итоги изучения торфяников и история ландшафт Среднего Поволжья. - Тр.конф. по спорово-пыльцевому анализу. М. 1948, с.48-49.

Рогович А.С. Исследование формации бурого угля Киевской гу-бернии. - Зап. Киев. о-ва естествоиспыт., 1874, 4, № 1, с.1-4.

Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции /Собр. соч. под общей ред. И.И.Шмальгаузена, т.5. - М.-Л.: Изд-во АН СС 1949. - 536 с.

Станиславский Ф.А. Палеогеновая флора с.Водянщины Днепровск Донецкой впадины: Автореф.дис. ...канд.биол.наук, Киев, 1950.

Тахтаджян А.Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. - Тр. Ереван. гос. ун-та, 1943, т.22, с.71-176.

Тахтаджян А.Л. Происхождение покрытосеменных растений. - М.: Сов. наука, 1954. - 96 с.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосемен-ных. - М.-Л.: Наука, 1964. - 236 с.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых расте-ний. - Л.: Наука, 1970. - 145 с.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. - Л.: Изд-во Ле-нингр. гос. ун-та, 1974. - 244 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших расте-ний. - М.: Сов. наука, 1952. - 391 с.

Серебряков И.Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. - Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та. Каф. ботаники, 1954, 37, вып.2, с.21-89.

Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. - Бюл. о-ва испыт. природы. Отд. био-логии. 1955, 30, вып.3, с.71-90.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. - М.: Выс-шая школа, 1962. - 377 с.

Федосеева А.И. Некоторые вопросы систематики бурачниковых в свете данных микрокарпологии. - Изв. Воронеж.отд. Всесоюз.ботан. о-ва, 1963, с.86-92.

Хржановский В.Г. Историческое развитие учения о виде. - Уч. зап. Каз. гос. ун-та. Биология. 1940, 3, прилож.7.
Хржановский В.Г. Род Rose L. - Роза, шиповник- Ит бурну. - В кн.: Флора Азербайджана, 5. Баку: Изд-во АН АзССР, 1954, с.144-
Хржановский В.Г. Розы. Филогения и систематика. Спонтанные виды Европейской части СССР, Крыма и Кавказа. Опыт и перспективы использования. - М.: Сов. наука, 1958а. - 497 с.
Хржановский В.Г. К вопросу о соматической эволюции у покрытосеменных. - Докл. ТСХА, 1958б, вып.36, с.301-307.
Хржановский В.А. К развитию метода флорогенетического анализа. - Докл. ТСХА, 1959, вып.46, с.203-211.
Хржановский В.Г. Морфогенетика как основа филогении и таксономии покрытосеменных. - Докл. ТСХА, 1966, вып.18, с.127-131.
Хохряков А.П. Морфолого-биологическая характеристика еремурусов в связи с их происхождением, эволюцией и культурой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1964. - 18 с.
Цвелев Н.Н. О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1970, 75, № 2, с.76-86.
Чигуряева А.А. О спорово-пыльцевом комплексе Крынки. - В кн.: ... конф. по спорово-пыльцевому анализу. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1950.
Чигуряева А.А. Материалы по флоре спондиловых глин из Киева.- Ботан. журн. АН СССР, 1951, 8, № 3, с.306-307.
Чигуряева А.А. Материалы к эоценовой растительности правобережья р.Дона. - Уч.зап.Сарат.гос.ун-та, 1952, 30, вып. Ботаника.
Чигуряева А.А. Атлас микроспор из третичных отложений СССР.- Харьков: Изд-во Харьк. гос. ун-та, 1956, с.118.
Шмальгаузен И.Ф. Материалы к третичной флоре юго-западной России. Киев, 1884. - 150 с.
Щекіна Н.О. Флора бучакського вікуна території України за даними спорово-пилкових досліджень. - Ботан. журн. АН УРСР, 1953, 10, № 1, с.44-50.
Щекіна Н.О. Палеоботанічне вивчення палеогенової та неогенової флори України. Укр. ботан. журн., 1967, т.24, № 5, с.103-115.
Яценко-Хмелевский А.А. К критике взглядов М.Г.Попова на происхождение покрытосеменных. - Ботан.журн. АН СССР, 1955, т.50, № 4, 604-606.
Andersen S.Th. Vegetation and its environment in Denmark in the Early Weichselian Glacial (Last Glacial). Danmarks Geologiske Undersøgelse, II, Raekke Nr. 75, 1961 (Geologival Survey of Denmark, II, Series N 75).
Anderson E. Origin of the Angiosperms. - Nature, 1934, 133, 1160.
Bailey J.W. The relation of the leaftrace to the formation of compound rays in the lower dicotiledons. - Ann. Bott.,1911,N 25.
Bailey J.W. The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research. - Amer. Journ. Bot., 1944, 31.
Bailey J.W. The potentialitien and limitations of wood anatomy in the study of the phylogeny and classification of Angiosperms. - Journ. of the Arnold Arboretum, 1957, 58, 3, p. 243-254.
Corner E.S. The Durian-theory of the origin of the modern tree. - Ann. Bot., 1949, 13, p. 52.
Eames A. On the origin of the herbaceous type in the angiosperms. - Ann. Bot.,1911, 25, N 97.
Hallier H. Beiträge zur Morphologenie der Sporophylle und des Trophophylle in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten,Hamburg, 1902.

Hansen H.M. Life forms as age indicators. Ringkjbing, Rasmussens bortr., 1956.

Sinnot E.W. and Bailey J.W. The origin and dispersal of he baoious angiosperms. - Ann. Bot., 1914, 1, N 9, p. 547-600.

О.Л.Ловелиус, С.В.Сябряй

Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

ЭВОЛЮЦИЯ РОДА ATRAPHAXIS L. ПО ДАННЫМ СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Род Atraphaxis /Polygonaceae/, сосредоточенный главным об зом в восточной части Древнего Средиземья, отличается большим в довым разнообразием. Он включает, согласно нашим данным /Ловели 1978/, 28 видов, объединенных в 3 секции, 3 подсекции и 15 рядо series /таблица/.

Ближайшими родами к Atraphaxis является род Calligonum,бо шинство видов которого сконцентрировано в Средней Азии и Иране, род Pteropyrum с немногими видами в Передней Азии.

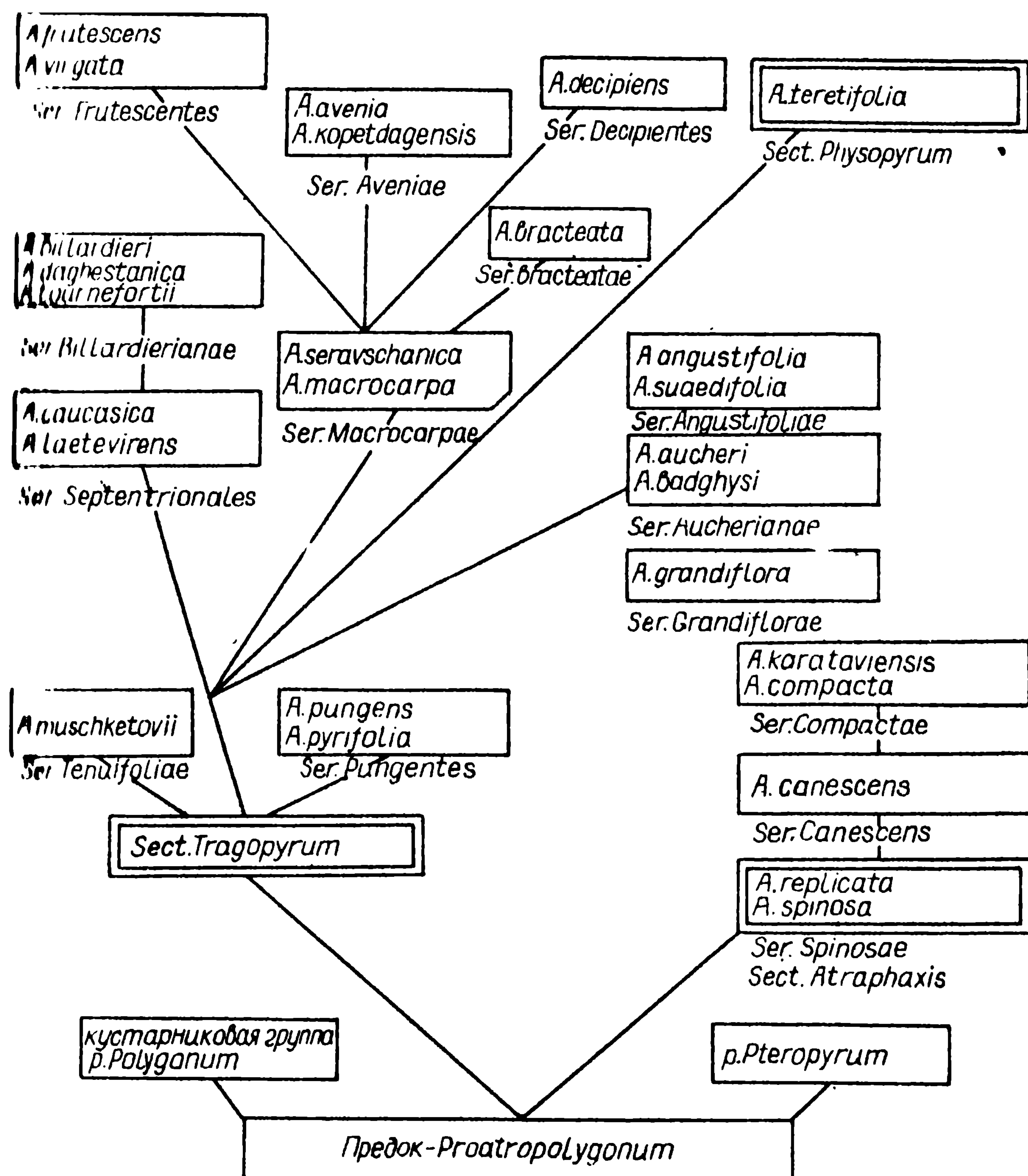
Все три рода являются типичными ксерофильными родами флоры Древнего Средиземья и стоят несколько особняком от других групп семейства Polygonaceae , проявляя ближайшие связи с родом Poly num, особенно с кустарниковой группой этого рода. Это свидетель вует об известной давности образования Atraphaxideae, в том чи ле и рода Atraphaxis.

В пределах рода Atraphaxis выделяются три группы видов, р ко отличающиеся между собой. Это особые ветви развития, которые таксономической точки зрения следует рассматривать как секции.

Наиболее архаичной группой в роде Atraphaxis является ряд Pungentes /секция Tragopyrum /, куда входят виды A.pyrifolia A.pungens, A. muschketovii занимает особое место. Это наиболе древний, мезофильный и наиболее примитивный вид в секции Tragop rum, характеризующийся крупными тонкими листьями и большими соцветиями, а также плодами на срезе почти округлыми. Эпидермальн клетки очень крупные и по толщине занимают около половины перикарпия.

Более подвинутая группа видов ряда Billardierianae - A.bi llardieri, A.tournefortii и A. daghestanica. Они характеризуютс мелкими листьями и короткими кистевидными соцветиями.

В результате ксероморфной редукции листовой пластинки, уме шения черешка и соцветия произошли виды рядов Frutescentes и De



lentes подсекции Lanceolatae. A. decipiens - самый специализированный и подвинутый вид этой подсекции. Он характеризуется мелкими линейно-ланцетными листьями, очень короткими соцветиями, а также трехгранными плодами с вогнутыми внутрь межреберными участками. Эпидермальные клетки узкие с очень тонкими стенками.

Подсекция Angustifoliae наиболее прогрессивная в секции Tragopyrum. Она заключает 5 видов, которые объединены в 3 ряда - Angustifoliae, Aucherianae и Grandiflorae. Здесь редукция зашла дальше и у самой специализированной группы ряда Angustifoliae видами A.angustifolia A.suaedifolia листья линейные, сидячие, почти укороченные

Очень своеобразна монотипная секция Physopyrum /M.Pop. Lovel.,включающая один вид - A.teretifolis. Он характеризуется вальковатыми, изогнутыми, сидячими листьями, укороченными побегами и мелкими боковыми соцветиями. У A.teretifolis можно отметить ряд других специализированных признаков: эпидермальные клетки чрезвычайно мелкие и по толщине занимают только пятую часть перикарпия. Пыльцевые зерна мелкие, эллипсоидальные, поры более специализированные. В эволюционном плане этот вид ушел, несомненно, дальше, чем виды секции Tragopyrum.

Особую ветвь развития представляет собой секция Atraphaxis включающая 5 видов, объединенных в 3 ряда - Spinosae, Canescens, Compactae. Представители этой секции также, по нашему мнению, произошли от трагопирумной группы рода Atraphaxis, но на ранней стадии развития обособились и развивались самостоятельно.

Здесь мы сталкиваемся с редукцией соцветий и цветка, четырехраздельный околоцветник, а также простая боковая кисть у представителей этой секции свидетельствуют о более высокой специализации.

Это подтверждают также анатомические данные: плоские, двухгранные плоды, мелкие эпидермальные клетки, хорошая сохранность спермодермы и доминирование ее по толщине.

Для полной морфологической характеристики рода Atraphaxis нами было предпринято изучение морфологии пыльцы видов этого рода. Изучались форма, размер, диаметр апокольпиума и ширина мезокольпиума, строение и расположение апертур, скульптурно-текстурный узор экзины.

Форма пыльцевых зерен у всех видов рода Atraphaxis изменяется от округлых до широкоэллиптических. Шаровидная или почти шаровидная форма характерна для видов A.spinosa, A.replicata, A.karataviensis и A.compacta. В полярной проекции у этих видов слабо выражены три лопасти. Более продолговатая форма /иногда наблюдается небольшая сплющенность у полюсов/ характерна для A.muschketovii, A.seravschanica, A.pyrifolia, A.pungens, A. caucasica, A. laetevirens, A. billardieri, A. avenia, A.frutescens, A. decipiens, A.angustifolia, A. badghysi., в полярной проекции зерна четко трехлопастные и лишь у A. teretifolia отмечается эллиптическая форма, в полярной проекции - трехлопастная.

Размер. Все пыльцевые зерна Atraphaxis некрупные, наиболее длинная ось составляет 36 мкм, наиболее короткий экваториальный диаметр - 19,2 мкм. По размерам среди видов рода Atraphaxis мо

можно выделить лишь вид A.teretifolia, как наиболее мелкий /длина полярной оси - 24,0-25,8 мкм, экваториальный диаметр - 19,2-20,4 мкм/, наиболее близок по величине зерна вид A.pungens.

Апертуры у видов рода Atraphaxis сложные, совмещенные, трехбороздноорове, состоящие из меридионально-вытянутой борозды и экваториально вытянутые оры. Апертуры относятся к экваториальному, третьему эволюционному /кайнозойскому по Л.А.Куприяновой/ уровню.Трехбороздноровый тип апертур, который присущ всем видам исследуемого рода,свидетельствует о достаточной подвинутости рода.

Борозды длинные, в основном широкие /до 3,6 мкм/, за исключением вида A.teretifolia, ширина борозды которого не превышает 1,2 мкм. У некоторых видов борозды сильно суживаются к полюсам,образуя заостренные концы борозд. У большинства же видов борозды слабо суживаются к полюсам. Края борозд неровные. Мембрана борозд у всех видов гладкая.

Оры округло-эллиптические, у некоторых более мелкие и округлые, незначительно превышающие ширину борозды /A.spinosa, A.replicata, A. karataviensis, A. compacta/, у других - более крупные,широкоэллиптические с нечеткими латеральными краями, лишь у A.teretifolia четкая ора,довольно большого размера.Оры расположены в экваториальной зоне, по одной на каждой борозде, смещений ор к концу борозд не наблюдалось.

Диаметр апокольпиума у всех видов курчавок невелик. Размер его колеблется от 3,0 до 8,8 мкм. Наименьший диаметр апокольпиума, не превышающий 3,6 мкм, наблюдается у вида A. teretifolia.

Ширина мезокольпиума измерялась как расстояние между краями соседних борозд по экватору зерна и колебалась от 9,6 до 16,8 мкм.

Толщина экзины у курчавок колеблется от 1,2 до 3,6 мкм у различных видов. Следует отметить, что и у одного и того же зерна толщина экзины неравномерна.

Стерженьковый слой прослеживается у всех видов, стерженьки четко заметны. Форма, величина, степень сомкнутости различна.В основном стерженьки цилиндрические, столбикообразные, с округлыми или эллиптическими головками, часто неравномерно выступающими.Благодаря этому края зерен неровные, слабоволнистые, извилистые. Степень сомкнутости головок стерженьков различна. У четырех видов /A. spinosa, A. replicata, A.karataviensis, A. compacta / головки стерженьков сомкнутые, у остальных видов слабосомкнутые, за исключением A. teretifolia, у которого головки стерженьков не смыкаются.

Скульптура экзины для всех видов однообразная - сетчато-стру чатая, различающаяся различным размером ячеек сетки и расположени ем и направленностью струек. Ячеи сетки некрупные, как правило уменьшающиеся в области апокольпиума.

Форма ячеек в основном округлая, лишь у A. teretifolia - угл вато-округлая. Округлые ячейки строятся из двух или нескольких ря дов стерженьков, а угловато-округлые состоят из одного ряда стер женьков с низкими почти незаметными анастомозами.

Струйки тонкие, беспорядочно расположенные, некоторая упорядоченность наблюдается в области мезокольпиума. Текстура однообра на. Это мелкоточечный узор, который в сочетании со струйчато-ячеи стой скульптурой характерен для пыльцевых зерен всего рода.

Как видно, для всех видов рода Atraphaxis характерен один и тот же сложный трехбороздно-оровый тип апертур, близкие формы и размеры отдельных морфологических элементов, что подтверждает пра вильность объединения всех исследованных видов в один род. По мак роморфологическим признакам виды этого рода распределяются по тре секциям.

По палиноморфологическим признакам изученные виды укладывают ся в объем этих трех выделенных секций.

I. Секция Atraphaxis L. Пыльцевые зерна этой секции в полярной проекции округлые со слабо выраженными тремя лопастями. В экв ториальной проекции округлость сохраняется. Намечается небольшая вытянутость по полярной оси. Соотношение Р:Е равно или чуть больше единицы. Оры небольшие, чуть вытянутые по экватору. Края зерен неровные, волнистые. Стерженьки палочковидные с округло-цилиндрическими смыкающимися головками.

2. Секция Tragopyrum (Bieb.) Meissn. Пыльцевые зерна в поляр ном положении четко трехлопастные, в экваториальном - широкоэллип тические. Соотношение Р:Е больше единицы. Оры широкоэллиптические вытянутые по экватору со слабо выраженными латеральными краями. У большинства видов этой группы двузубчатый замок не выражен. Экзин разной толщины, в области апокольпиума и мезокольпиума толщина ее изменчива. Стерженьки тонкие с мелкими булавовидными или округлым слабосмыкающимися головками.

3. Секция Physopyrum (M.Pop) O.Lovel. В эту группу по палино морфологическим данным мы можем отнести лишь один вид - A.tereti folia (M.Pop) Kom., который по макроморфологическим признакам выделяется в монотипную секцию. Его пыльцевые зерна мелкие, в по-

...ярной проекции трехлопастные, а экваториальной – эллиптические. Соотношение P:E значительно больше единицы. Оры широкоэллиптические, наиболее четкие в сравнении с другими видами. Борозды гладкие. У этого вида наиболее часто встречается "двузубчатый замок". Экзина тонкая – 1,2 мкм. Стерженьки тонкие, палочковидные с маленькими округлыми не срастающимися головками.

Эволюционные отношения внутри рода по палиноморфологическим признакам установить нелегко. Однако учитывая, что род Atraphaxis, содержащий три секции и несколько подсекций, имеет довольно широкий морфологический диапазон, мы попытаемся выделить палиноморфологические черты, свидетельствующие о продвинутости того или иного вида.

При оценке степени эволюционного развития по морфологическим признакам пыльцевых зерен следует в первую очередь обращать внимание на тип структуры и характер поверхности зерна, а в качестве дополнительных признаков рассматривать сложность экзины, величину и форму пыльцевого зерна /Nair, 1965/.

Тип апертур – трехбороздно-оровый, характерен для всех видов рода, однако лишь у A. teretifolia наиболее четко выражена и очерчена ора. Скульптура зерен сетчато-струйчатая, в большинстве с округлыми ячейками, лишь у A. teretifolia ячеи угловато-округлые. Поверхность зерна ровная. Экзина равной толщины, тонкая.

Форма зерна в экваториальном положении у этого вида эллиптическая, более вытянутая по полярной оси. Размер зерна этого вида наиболее мелкий. Таким образом, выделение этого вида в отдельную секцию правомерно.

На основании анализа географического распространения видов, анатомо-морфологических и палинологических данных род Atraphaxis можно считать одним из относительно древних и примитивных в семействе Polygonaceae.

Максимальная концентрация видов из примитивной секции Tragopyrum в Средней Азии дает основание считать эту область местом происхождения и первоначального развития рода.

Алешина Л.А., Ловелиус О.Л., Сябряй С.В. Морфологическое исследование пыльцы видов рода Atraphaxis L. флоры СССР. – В кн.: Новости систематики высших и низших растений. 1977. Киев: Наук. думка, 1978, с.108–122.
Куприянова Л.А. Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор. – Ботан. журн., 1969, 54, № 10, с.1502–1512.
Ловелиус О.Л. Систематический обзор видов рода Atraphaxis L.– В кн.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1978, с.114–1..

Nair P.K.K. Trends in the morphological evolution of pollen and spores .- J. Indian Bot. Soc., 1965 1966 44,N 4,p.468-478.

И.С.Ивченко

Институт ботаники им. Н.Г.Холодного АН УССР,Киев

К ВОПРОСУ О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ БЕРЕЗ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Для территории Европейской части СССР /Бобров и др., 1974/, исключая районы Арктики, Севера и Прибалтики, не учитываемые нами, до сравнительно недавнего времени приводилось лишь три вида берез: B. pendula Roth (B.verrucosa Ehrh.), B. alba L. (B. pubescens Ehrh.), и B.humilis Shrenk/ Кузенева,1936/.Вскоре полиморфизм представителей рода Betula L. юго-востока Европы и сопредельных областей позволил описать новые для науки виды B.litwinowii Doluch. и B. borysthenica Klok., к которым в 60-е годы добавляются B. microlepis Ig. Vassil., B.kotulae Zaverucha и B.klokovii Zaverucha,а в 70-е - приведенные для Молдавии B.oycoviensis Bess. и B.plathyphylloides V.Vassil.

Однако и этот перечень представляется неполным. Флорогенетические исследования берез юга Европейской части СССР, например в пределах Украины, наряду с имеющимися палеоботаническими материалами отмечают интенсификацию своеобразного для данного региона процесса видообразования в роде Betula. Известные здесь эндемические виды /B. kotulae,B.klokovii,B.borysthenica / возникли, вероятно в результате адаптивного обособления от близкородственных видов, причем, очевидно, уже в неогене. Об этом свидетельствует факт произрастания названных видов в пределах ареалов более древних представителей рода /B.pendula, B.alba /. Вполне определившаяся эколого-фитоценотическая приуроченность неоэндемов к конкретным местообитаниям указывает, что этап эволюционной адаптации близок к завершению. В то же время виды, сформировавшиеся в более далеком историческом прошлом, могут занимать необычные для себя экологические ниши. Так, Б.М.Козо-Полянский /1931/ отметил, что в верховьях р.Оскол между селами Тим и Горшечное встречается B. humilis var. cretacea Litw.,растущая в "ненормальных" для типичного вида местообитаниях.

В результате "пассивной миграции", после неоднократных изменений природной обстановки, происшедших с начала третичного врем

ии, наиболее прогрессивные виды берез, претерпевшие ряд коренных изменений в окружающем растительном покрове, все же, очевидно, не входили в состав новых фитоценозов, так как данный процесс чрезвычайно сложен. Более допустимым является предположение о трансформации некоторых видов Betula из разряда полидоминантов в эдификаторы, с сохранением способности расселяться на значительные расстояния /Васильев, 1961/, а не мигрировать в составе флористических комплексов /Попов, 1963/. Эта особенность видов рода могла в значительной мере способствовать вспышкам процессов видообразования, имевшим место в прошлом и происходящим в настоящее время в условиях повышенной конкуренции как внутренней /между видами Betula /, так и внешней, особенно интенсивной на территории бореальной зоны европейской части СССР, сравнительно недавно освободившейся от ледникового покрова.

Остается не ясной степень изоляции продолжающих еще формироваться популяций, которые могли возникнуть симпатрически, а также способность некоторых видов к расселению, хотя некоторые обнадеживающие факты имеются, например установление новых, более северных местонахождений B.Kotulae /Ивченко, 1977/, неожиданная находка в ...ании форм близких к польскому эндему B.oycoviensis /Гейдеман, 1975/ и др.

Основных центров возникновения видов Betula могло быть несколько, но наибольшее их разнообразие и самое значительное количество палеонтологических остатков имеется в Сибири, Корее, Японии, Северном Китае /Васильев, 1951/. Именно там находится большинство видов секции Costatae V.Vassil., которые намного древнее, чем виды секции Betula(=Alba), включающей немало эволюционно более продвинутых европейских видов. Можно предположить, что именно в названных районах происходили процессы возникновения и начальные этапы формирования и расселения берез. Филогенетическая близость видов этой области и европейских берез очевидна. Например, B.hippolytii Sukacz. по форме ...етковых чешуй при плодах, близка B.microlepis Ig. Vassil., а B.krylovii G.Kryl. - B. polessica, подробная характеристика и ...ание которой даются далее. Еще более тесные филогенетические ...и отмечены у берез Кавказа и Европы /например, очень близки B.recurvata (Ig.Vassil.) V.Vassil. и B.carpatica Waldst.et Kit./. В наиболее засушливых областях Кавказа многие виды Betula, в отличие от бореальноевропейских, находятся в стадии угасания, сохраняя способность к видообразованию лишь на больших высотах.

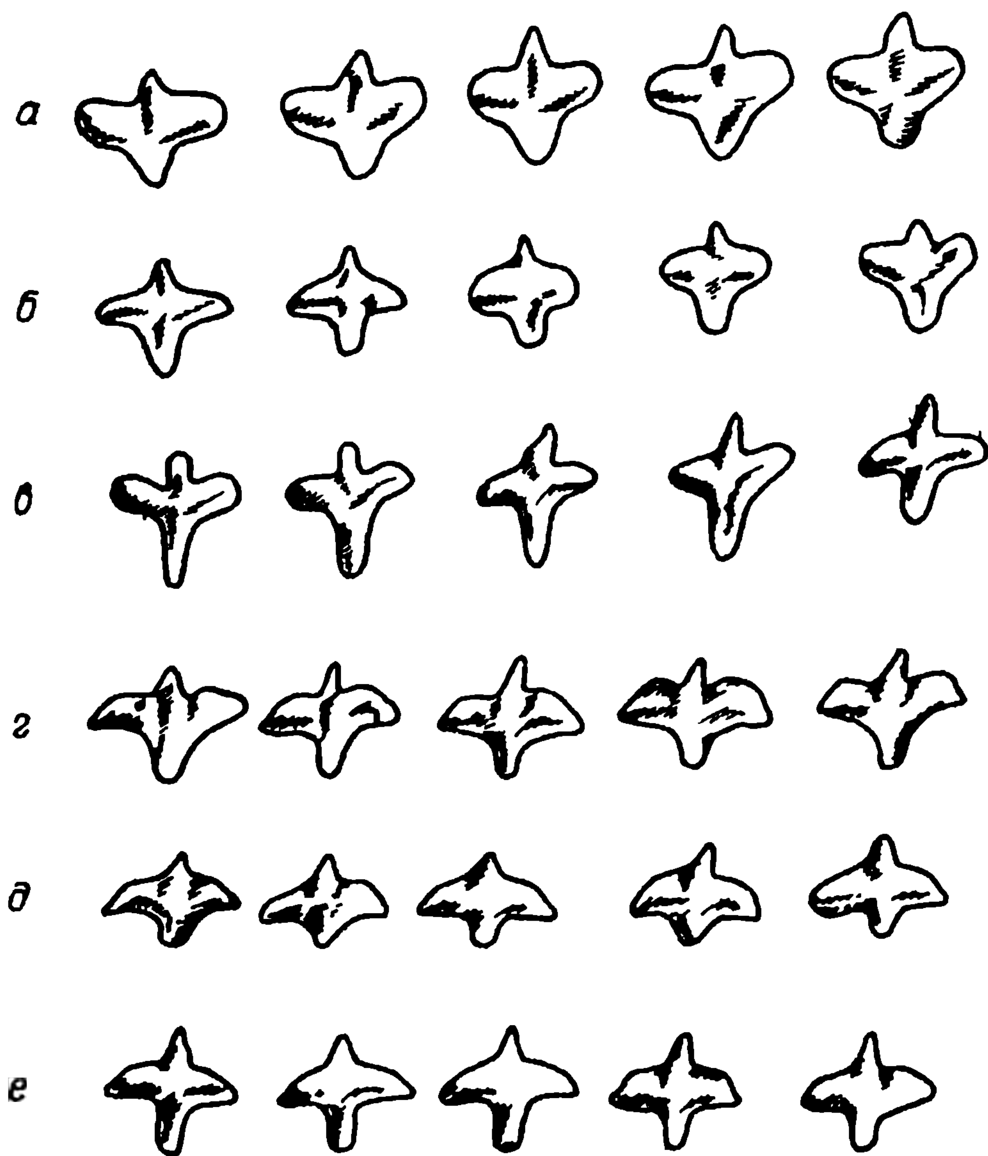


Рис.I. Контурное изображение прицветковых чешуй при плодах ряда видов берез:
а - B.borysthenica Klok.; б - B.polessica Ivozenko ; в - B.alba L.; г - B.kotulae Zaverucha; д - B. microlepis Ig.Vassil.; е - B.pendula Roth.

После преобразования крупной верхнемеловой бореальной обла ти в третичную бореальную область /Тахтаджян, 1970/, происшедше в конце миоцена - начале плиоцена, современные виды берез юго-в стока Европы уже входили в состав растительности последней. Оче возможно, что это были встречавшиеся во многих пыльцевых отложе ниях названных периодов B.alba и B.pendula. Важный признак о ределения степени древности видов Betula по форме и размерам п цветковых чешуй при плодах также указывает на значительно более высокую стадию сформированности частей чешуй упомянутых видов,о бенно боковых и оснований, в отличие от невыразительно очерченн уплотненных у некоторых неоэндемов /рис.I/.

Для установления таксономических границ у ряда видов Betul подтверждения видовой самостоятельности некоторых из них провед ны исследования основных морфологических признаков вегетативных ганов растений /табл.I/, которые принесли положительные результ

Таблица I

Сравнительная таблица основных признаков видов рода Betula L.

Признаки	Вид			
	B. borysthenica Klok.	B. polessica Ivczenko	B. alba L.	B. microlepis Jg. Vasil.
Высота дерева	до 10 м	до 20 м	10–20 м	до 25 м
Молодые побеги	Красновато-бурые, обильно усеянные смолистыми бородавочками, слабо опушенные	Вишнево-бурые, с восковым налетом и редкими бородавочками, очень рассеянно опушенные	Красновато-бурые без смолистых бородавочек, густо опушенные	Красновато-бурые, без смолистых бородавочек, голые
Листья на плодущих побегах	Яйцевидно-ромбические, иногда продолговато-яйцевидно-ромбические с клиновидным цельнокрайним основанием, вытянутой острой верхушкой. 13(25)-50(60) мм дл., 7(17)-40(50) мм шир., опушенные с обеих сторон, по жилкам часто, с бородками в углах жилок	От продолговато-яйцевидно-ромбических до округло-яйцевидных с клиновидным, реже широко-клиновидным основанием, 50-70 мм дл., 30-50 мм шир, почти голые, с отдельными прижатыми волосками по средней жилке и краю листьев	Яйцевидные или ромбически-яйцевидные с округлым, сердцевидным, реже клиновидным основанием, 50-80 мм дл., 30-40 мм шир., молодые листья густо опушенные, взрослые - с бородками в углах жилок	Оттянуто-заостренные с клиновидным, реже широко-клиновидным основанием, 50-80 мм дл., 30-40мм шир., гладкие, голые
Женские сережки	До 30 мм дл., 6 мм в диам., на густо-коротко опушенной ножке	До 22 мм дл., 10 мм в диам., на тонкой голой ножке	До 40 мм дл., 10 мм в диам., на коротко опушенной ножке	До 30 мм дл., 7 мм в диам., на тонкой голой ножке
Прицветные чешуи при плодах	Основание продолговато-клиновидное или широко-клиновидное, боковые лопасти округлые, укороченные; чешуи в целом крестовидные; опушенные	Основание коротко оттянутое, суженное, голое, боковые лопасти округлые или слегка угловатые, горизонтально отклоненные иногда загнутые вверх, прижато-опушенные	Основание удлиненное, в целом почти треугольное, боковые лопасти прямостоячие, угловатые, чешуи в целом опушенные	Основание коротко клиновидное, боковые лопасти широкие, почти округлые, на концах отогнутые вниз, чешуи в целом голые

Окончание табл.I

Признаки	Вид			
	B.borysthenica Klok.	B.polessia Ivozenko	B.alba L.	B.microlepis Jg. vassil
Высота дерева	до 10 м	до 20 м	10-20 м	до 25 м
Крылья	Несколько шире орешка	Вдвое шире орешка, изредка равны ему	Не шире орешка, редко несколько шире	Шире орешка в 1,5 - 2 раза
Орешек	Обратно-яйцевидный, расширяющийся к верхушке, более или менее опушенный	Обратно-яйцевидный, голый	Яйцевидный или продолговато-эллиптический, коротко опушенный	Обратно-яйцевидный, продолговатый, голый
Условия местопроизрастания	На приречных песках	На подзолистых почвах в поймах рек и в долинных лесах	На торфяных болотах, влажных местах в лесах	На сухих осыпях и песчаных дюнах в смешанных лесах
Географическое распространение	В низовьях рек Днепра и Буга	На севере Украинского Полесья	В Скандинавии, Средней Европе, Сибири	В Южной Скандинавии, Средней и Южной Европе, на Кавказе

Так, отмечены отличительные особенности B.polessica и пяти видов берез по линейным размерам шести составных частей чешуй (табл.2), каждая из которых измерялась по 30 раз с точностью до 0,1 мм. Статистическая обработка результатов измерений на ЭВМ МИР-1 позволила сравнить средние величины размеров всех исследованных объектов(прицветковых чешуй) по каждому параметру (части чешуи). Критерий Стьюдента указывает, что на основании данных признаков можно говорить о достоверных отличиях B.polessica от B.pendula и B.alba с вероятностью 99-99,9%. По большинству признаков B.polessica отличается и от B. borysthenica, B.kotulae и B.humilis с вероятностью 95-99,9%. Исключение составили лишь следующие параметры: длины боковых чешуй (первых и вторых) B.polessica сравнительно с B. borysthenica, B. kotulae и B. humilis соответственно 0,4435; 0,6938; 1,3676) и длины оснований B.polessica и B.kotulae /1,6666/. Возможно,эти данные подчеркивают филогенетическую близость между эндемичными B.polessica, B.kotulae, B.burysthenica именно по размерам тех частей чешуй, форма которых еще очень далека от конечной стадии эволюционного развития.

Были предприняты дополнительные биохимические и физико-хими-

Т а б л и ц а 2

Сравнительная характеристика размеров прицветковых чешуй при плодах некоторых видов берез и Betula polessica Ivczenko по критерию Стьюдента (Т)

Части прицветковых чешуй при плодах	Критерий Стьюдента (Т) для Betula polessica Ivczenko и следующих видов:				
	B.borysthenica	B. alba	B.pendula	B.kotulae	B.humilis
Длина чешуи	3,895	10,654	10,740	7,418	6,480
Ширина чешуи	7,493	12,005	21,760	23,325	6,869
Длина боковой части (I-й)	2,1264	3,890	9,548	17,676	7,712
Длина боковой части (2-й)	0,4435	3,6581	8,560	17,812	1,3676
Длина основания	3,422	5,871	5,619	0,6938	2,6592
Длина верхней части	12,310	9,676	4,492	1,6666	14,118

ческие эксперименты для сравнения у ряда видов берез таких частей растений, как древесина, кора, листья и почки. Методом дискэлектрофореза в полиакриламидном геле с использованием методики Б.Девиса (Davis,1964), в модификации В.И.Сафонова и М.Л.Сафоновой (1971) изучен изоферментный состав легкорастворимой пероксидазы в коре и листьях B.polessica, B.pendula и B.kotulae (рис.2). Эти виды различаются по изоферментным спектрам пероксидазы в коре, но имеют одну общую зону ферментативной активности с ОЭП 0,42-0,43, которая присутствует в фореграммах всех исследованных образцов и во всех сезонах. Возможно, эта зона родоспецифична. Полученные результаты свидетельствуют о том, что энзимограммы B. alba, B.pendula и B. polessica сходны между собой по количеству и электрофоретической подвижности фракций пероксидазы в коре. Наиболее близки электрофоретические спектры пероксидазы у B.alba и B.polessica, что может свидетельствовать о филогенетическом родстве этих видов, относящихся вероятно, к одной секции – Betula.

Для получения вспомогательных данных при разграничении хемомически особенно близких B.alba и B.polessica проведен льный анализ коры, древесины и почек этих видов. Выбранные

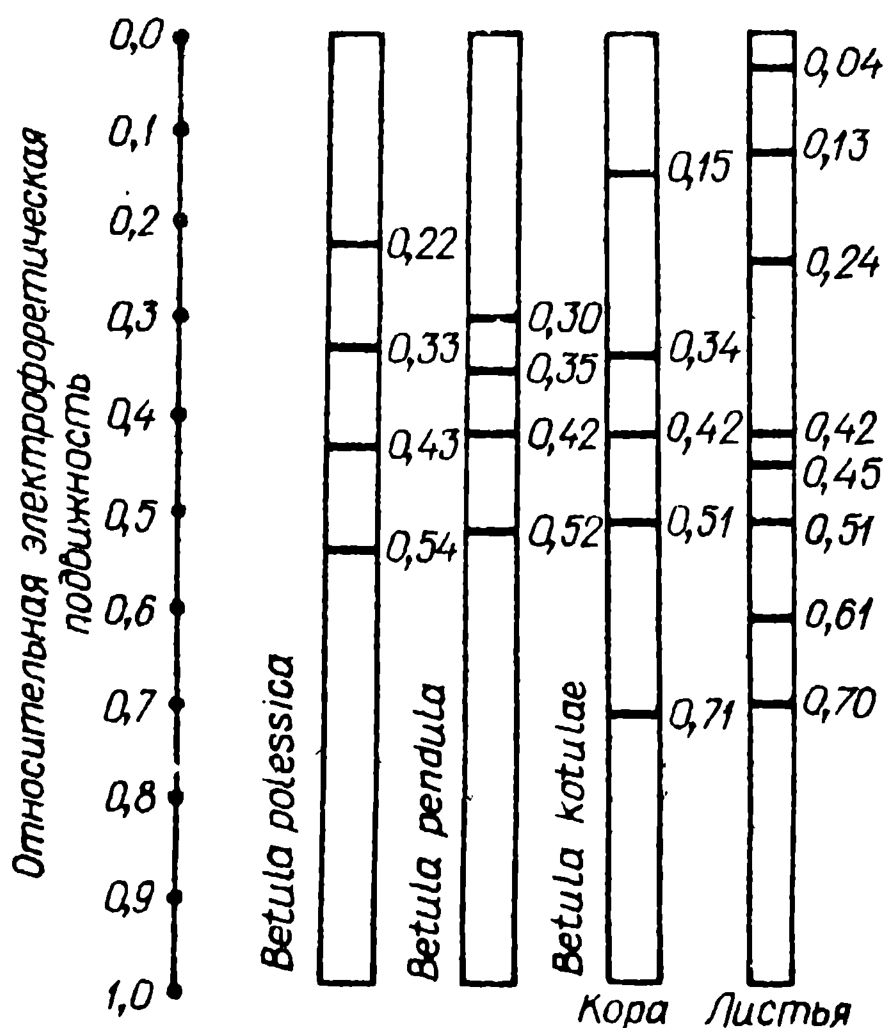


Рис.2. Изоферментный состав растворимой пероксидазы в коре и листьях различных видов берез.

для анализа модельные экземпляры B.polessica и B.alba характеризуются идентичными таксационными показателями и находятся в приблизительно одинаковых экологических условиях влажной субори

Спектрографически определено качественное содержание 18 элементов (табл.3). Наибольшее их количество обнаружено в коре B.alba – 17, а наименьшее /8/ – в древесине этого же вида. У B. polessica распределение элементов во всех исследованных фракциях более равномерное и колеблется в пределах 10-13.

В древесине B.polessica в незначительном количестве присутствует Cr (0,001 мг%) и Ni (0,0001), не отмеченные в B.alba У последнего вида обнаружен Bi (0,0001), который отсутствует в древесине B.polessica. Для этой фракции у B.polessica характерно несколько большее содержание Mn, Ti, Zn, Ba, а у B.alba – Cu и Pb. Одинаковое качественное содержание в древесине обеих видов имеет лишь P

В коре B.alba содержится на пять элементов больше, чем у B.polessica. У последнего вида не отмечены присутствующие у B.alba Zr (0,03), Ga (0,001), La (0,003), Y (0,001), Yb (0,0001 Остальные элементы у B.alba обнаружены в больших количествах,че

Таблица 3

Содержание зольных элементов в коре, древесине, почках двух видов берез – B.polessica и B. alba (мг%)

Части растения	Виды	Mn	Ni	Co	Ti	V	Cr
Древесина	B.polessica	0,05	0,000I	-	0,003	-	0,00I
	B.alba	0,03	-	-	0,00I	-	-
Кора	B.polessica	0,2	0,0003	0,0005	0,004	0,00I	0,00I
	B.alba	0,2	0,002	0,0006	0,I	0,00I	0,00I
Почки	B.polessica	0,2	0,003	0,0005	0,02	0,00I	0,00I
	B.alba	0,06	0,00I	-	0,03	0,00I	0,0I

Части растения	Виды	Mo	Cu	Zr	Pb	Bi	Zn
Древесина	B.polessica	-	0,002	0,003	0,0006	-	0,05
	B.alba	-	0,004	-	0,002	0,000I	0,02
Кора	B.polessica	0,000I	0,006	-	0,0I	-	0,I
	B.alba	0,000I	0,0I	0,003	0,0I	-	0,04
Почки	B.polessica	0,000I	0,03	-	0,03	-	0,3
	B.alba	0,000I	0,0I	-	0,0I	-	0,I

Части растения	Виды	Ga	La	Y	P	Yb	Ba
Древесина	B.polessica	-	-	-	0,6	-	0,I
	B.alba	-	-	-	0,6	-	0,04
Кора	B.polessica	-	-	-	0,02	-	0,4
	B.alba	0,00I	0,003	0,00I	0,03	0,000I	0,4
Почки	B.polessica	0,00I	-	-	0,03	-	0,I
	B.alba	0,00I	-	-	0,03	-	0,04

у B.polessica, за исключением Zn, а также совпадающих по качественному содержанию Mn, V, Cr, Mo, Pb, Ba

Для почек исследованных видов характерно почти одинаковое количество элементов, лишь Co, обнаруженный у B.polessica, отсутствует у B.alba. В почках B.polessica содержится несколько больше Cu, Ni, Mn, Zn, Ba, а у B.alba - Ti и Cr. Одинаковое качественное содержание имеют V, Mo, Ga, P.

Определенные отличия в содержании зольных элементов в исследованных частях растений B.alba и B.polessica дают дополнительные предпосылки для выделения последней в качестве самостоятельного вида. Приводим его описание /рис.3/.

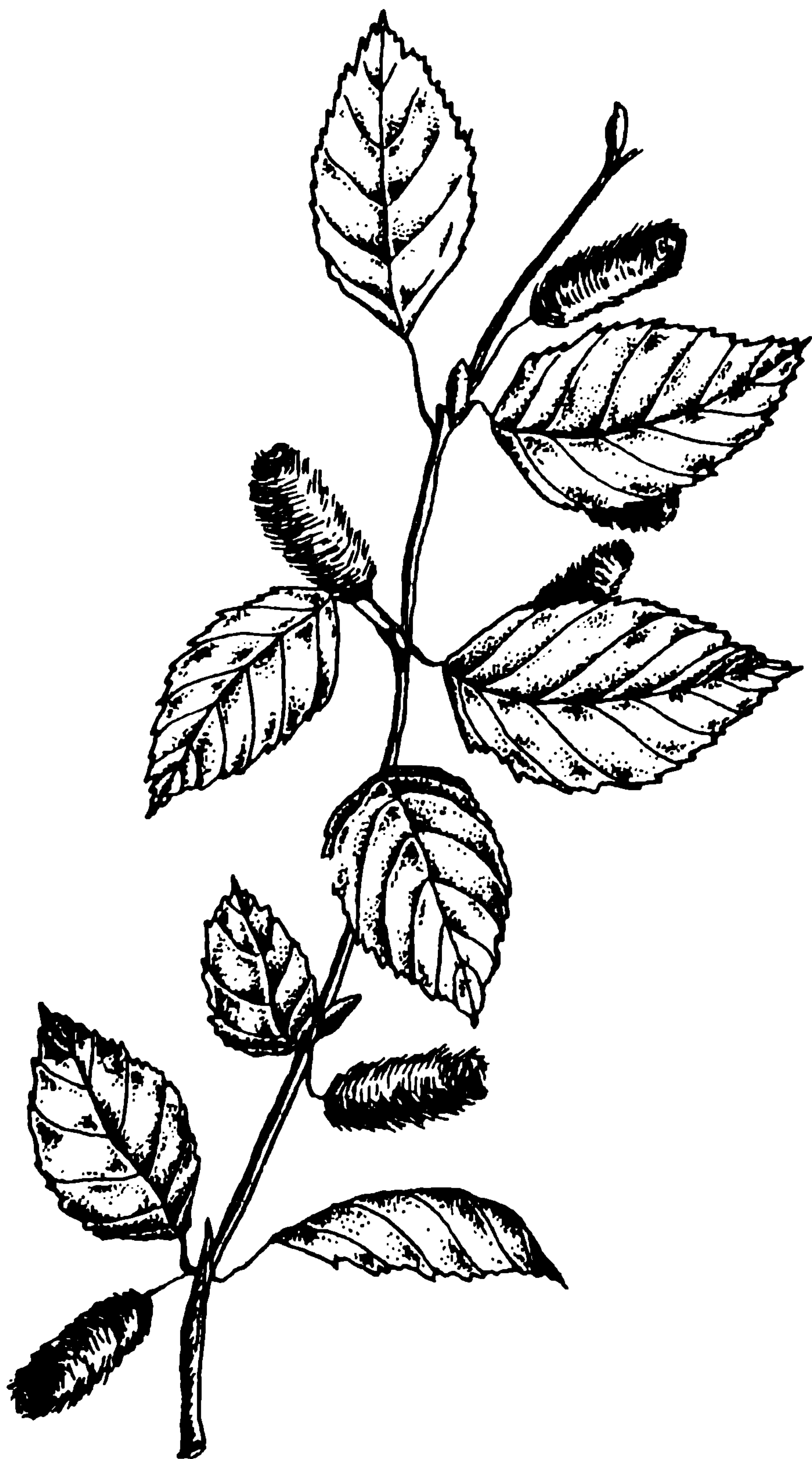


Рис.3. Плодущий побег Betula polessica Ivczenko.

Betula polessica Ivczenko species nova.-Sect. Betula (sensu strictissimo). Arbor usque ad 15-20m alt. trunco recto vel. subcurvato, ramis pendulis. Cortex saepissime levis albusque, in arboribus senioribus basi trunci neonon ramorum primariorum nigrescens et profunde rimosus. Ramuli juvenales fertiles cerasino-brunnei, glabri vel villiosiusculi parce verruculis resinosis obsiti, cerati. Gemme 3-4 mm lg., ca. 2 mm lt., acutiusculae, glitinosae. Folia in ramulis fertilibus ab oblongo-ovato-rhomboidei usque ad rotundato-ovata, 5-7 cm lg., 3-5 cm lt., cum petiolo 8-21 mm lg., glabro, basi cuneata integerrima, margine inaequaliter duplicato-serrato-dentata, glabriuscula, pilis solitaris adpressi

in nervo medio et per margines, nervis lateralibus 5-7=paribus, supra atrividirentia, subtus viridia glaucescentia. Folia in ramulis radicalibus sterilibus rotundiora, basi subcordata vel truncata. Amenta mascula apice ramulorum solitaria vel 2-3-na 2,5 - 4 cm lg., ca. 3 mm diam. Amenta feminea in pedunculis usque ad 14 mm lg. puberulis cylindracea, fructifera 17-22 mm lg., 9-10 mm diam. Bracteolae 2,6-4,3 mm lg., 2,3-3,3 mm lt., parte basali cuneata 1,2-1,9 mm lg., breviter attenuata, truncata, glabra, superne trilobae, lobo medio breviter triangulari 0,8-1,2 mm lg., 1 - 1,5 mm lt. acutato, adpresse puberulo, lobis lateralibus rotundatis vel leviter angulatis, patentibus vel interdum ascendentibus, adpresse puberulis. Nuculae obovatae 1,1-1,5 mm lg., alisoum 2,8-3,1 mm lt., glabrae; alae saepissimae quam nucula duplo latiores, interdum aequilatae, 0,9-1,4 mm lt., apice nuculam aliquanto superantes.

Floret Majo mense elapso necnon initio Junii. Habitat solo humumidosubcinereo in silvis inundatis polessicis.

T y p u s. RSS Ucr.reg.Rovno, distr. Zareoznoje, ripa dextra fl. Styrj, prope p. Zareoznoje, praedium saltuarium Dubrovskoje dictum, quatr. 1-2, ad margines buleto-alneti, 22,VI. 1976, I.S.Ivasenko (KW).

Деревья до I5-20 м выс., с прямыми или слегка изогнутыми стволами и повисшими ветвями. Кора в основном гладкая и белая, у более старых деревьев у основания ствола и ветвей первого порядка темная с глубокими трещинами. Молодые плодущие ветви вишнево-бурые, голые или рассеянно-волосистые, с немногочисленными смолистыми бородавочками и восковым налетом. Почки 3-4 мм дл., около 2 мм шир., островатые, клейкие. Листья на плодущих ветвях от продолговато-яйцевидных ромбических до округло-яйцевидных, 5-7 см дл., 3-5 см шир., с черешком 8-2I мм шир., голым, у основания клиновидные или ширококлиновидные и цельнокрайние, выше двояко-пильчато-зубчатые, почти голые с отдельными прижатыми волосками по средней жилке и по краям, 5-7 парами боковых жилок, сверху темно-зеленые, снизу зеленые,сизоватые. Листья на прикорневых стерильных побегах округлые, у основания почти сердцевидные или обрубленные. Мужские сережки размещены по I-3 на концах ветвей, 2,5-4 см дл., около 3 мм в диам., женские сережки на опушенных ножках до I4 мм дл., цилиндрические, с плодами I7-22 мм дл., 9-I0 мм в диам.; прицветковые чешуи при плодах с клиновидной голой нижней частью I,2-I,9 мм дл., коротко суженной и на конце обрубленной и трехлопастной верхней /в целом кре-

стовидные/, конечная лопасть верхней части коротко-треугольная 0,
I,2 мм дл., I-I,5 мм шир., заостренная, прижато-опушенная; боко
лопасти округлые или слегка угловатые, горизонтально отклоненные или несколько загнутые вверх, прижато-опушенные. Орешки, обратнояйцевидные I,I-I,5 мм дл., с крыльями 2,8-3,3 мм дл., голые; крылья обычно вдвое шире орешка, реже равные ему, вверху слегка выступают над орешком.

Цветет в конце мая - начале июня. Растет на влажных подзолистых почвах в пойменных и долинных лесах Полесья.

Тип УССР, Ровенская обл., Заречнянский р-н, правый берег р.Стырь, в окрестностях с.Заречное, Дубровское л-во, кв. I-2, черноольхово-березовый лес. 22.УI 1976, И.С.Ивченко.

Изученные экземпляры /паратипы/: Ровенская обл., Заречнянский р-н, правый берег р.Стырь, в окрестностях с.Заречное, Дубровское л-во, кв. I-2, черноольхово-березовый лес. 8.У 1977, И.Ивченко; там же 14.УI 1977, И.Ивченко; там же 16.IX 1977, И.Ивченко; Волынская обл., Камень-Каширский р-н, Нуйновское л-во, обход № смешанный лес, 16.УШ 1977, И.Ивченко; Житомирская обл., Словечанский р-н, 5 км на восток от г.Овруча, окрестности с.Речичи, в березовом лесу, 4.УI 1979, И.Ивченко; Киевская обл., Чернобыльский р-н, 20 км по р.Припять от Чернобыля у с.Семиходы, I.УП 1938, Д.Зеров.

В последнем местонахождении описанный вид был впервые собран Д.К.Зеровым, однако оставлен им без определения. В будущем особый интерес представляют исследования березовых фитоценозов южной части Белорусского Полесья, которые могут существенно дополнить сведения о хорологии Betula polessica.

Бобров А.Е., Бобров Е.Г., Федоров Ан.А., Цвелев Н.Н. Флора Европейской части СССР. - Л.: Наука, 1974. - Т.2. 404 с.

Васильев В.Н. О миграционных гипотезах и видообразовании. - Ботан. журн. 1961, 46, № II, с.1584-1601.

Васильев И.В. Обзор берез Кавказа. - Ботан. журн., 1951, 36, № 6, с.607-621.

Гейдеман Т.С. Определитель высших растений Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1975. - 575 с.

Івченко І.С. Нові та рідкісні види природної дендрофлори Українського Полісся. - Укр.ботан.журн., 1977, 34, № 3, с.286-290.

Козо-Полянский Б.М. В стране живых ископаемых. - М.: Изд-во АН СССР, 1931. - 139 с.

Кузенева О.И. Род 364. Береза - Betula L. - В кн.: Флора СССР, М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936, т.5, с.269-305.

Попов М.Г. Основы флорогенетики. - М.: Изд-во АН СССР, 196[illegible] - 135 с.

Сафонов В.И., Сафонова М.Л. Исследование белков и ферментов растений методом электрофореза в полиакриламидном геле. - В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, с.113-13[illegible]

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. М.: Наука, 1970. - 145 с.

Davis B.J. Disc electrophoresis. II. Method and application to the human serum proteins. - Ann.N.Y. Acad. Sci., 1964, 121(2), p. 404.

А.П.Меликян
Московский госуниверситет

О НЕКОТОРЫХ ОБЩИХ ТЕНДЕНЦИЯХ В ЭВОЛЮЦИИ И СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ПЛОДОВ

Современный этап развития карпологии характеризуется тем,что особое внимание уделяется причинам, обусловливающим внутреннюю детерминацию уровней организации плодов. Начинается новый этап - изучение системы плод - семя как внутренне упорядоченного целого. Система плод - семя является типичной дегрессивной /скелетной/ системой. Как и любая скелетная система, она состоит из двух основных частей - пластичной, главной, сложноорганизованной, но менее устойчивой к внешним воздействиям, и скелетной /оболочечной/, проще организованной, но более устойчивой. В процессе развития дегрессивной системы скелетная часть обычно отстает и ограничивает в своих рамках пластическую часть. В связи с этим в эволюции и специализации плодов происходит смена скелетных форм, при этом пластическая часть - зародыш и запасающие питательные ткани оказываются окруженными различными по характеру и конструкции защитными покровами.

Известно, что репродуктивный период /от заложения до полного созревания репродуктивных органов/ покрытосеменных сильно отличается от такового других групп высших растений прежде всего тем, что он значительно короче. У цветковых растений обычно преобразование цветков в плоды и семена происходит за короткий срок. Тем самым у них лучшим образом осуществляется быстрое образование надежно защищенного потомства, снабженного необходимыми питательными веществами, что обеспечивает и относительно быстрое развитие проростка и способствует выживанию видов несмотря на наличие неблагоприятных внешних условий. Возникновение этих преимуществ в первую очередь обусловлено появлением плодолистика.

Плодолистик возник как образование, защищающее формирующиеся семезачатки от неблагоприятных воздействий и создающее влажную камеру, в которой происходит нормальное развитие семезачатков, яйцевого аппарата, а также оплодотворение.

Наличие в клетках плодолистиков пластид и особенно хлоропластов способствует образованию дополнительных органических ве-

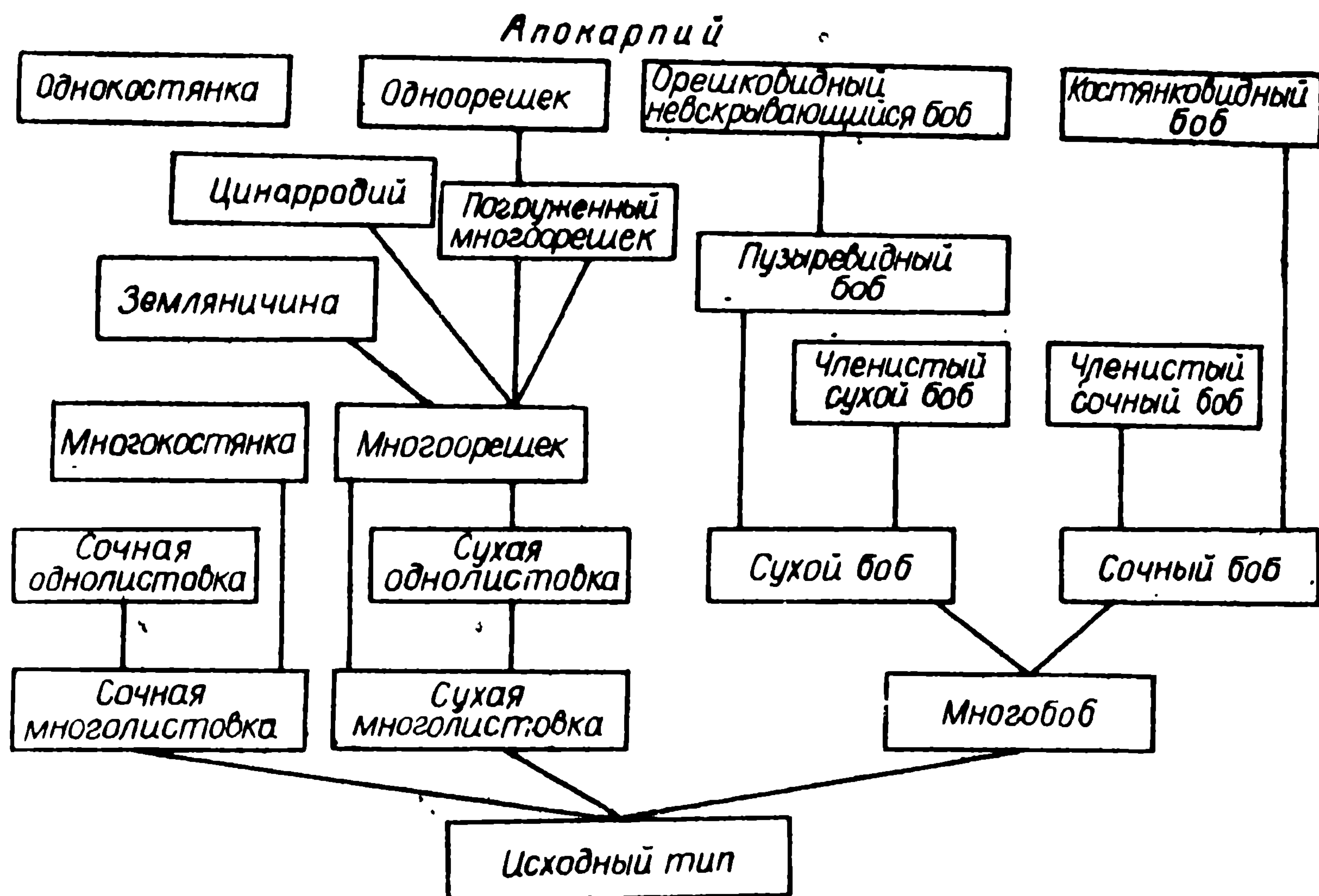
ществ, что усиливает питание формирующихся семезачатков и семян. Рыльцевая поверхность плодолистика также выполняет ряд важных функций. Это прежде всего аппарат, хорошо улавливающий и удерживающий пыльцевые зёрна на своей поверхности. Наличие гормонов в клетках рыльца, предотвращая прорастание чужеродной пыльцы, стимулирует быстрое прорастание и питание мужских гаметофитов своего вида. Благодаря этому совершенствуется процесс перекрестного опыления и оплодотворения у цветковых растений. Специфика тканей плодолистика и совершенство строения пыльцевых зерен цветковых растений обеспечили полную независимость процесса оплодотворения семян, как правило, и выполняя защитную /скелетную/ функцию, предохраняя семена, а также способствуя процессу диссеминации. На этом этапе зрелый плодолистик представляет собой систему движения растений. Кроме того, во многих особенно подвинутых и специализированных группах цветковых система плод - семя способствует регуляции численности потомства и адаптивному ритму прорастания зародышей по годам. Тем самым плодолистик является мультифункциональной структурой, характеризующейся строгой сменой определенных функций в процессе онтогенеза.

Известно, что плодолистики возникли из открытых мегаспорофиллов, которые сомкнулись, а семезачатки, хорошо развитые уже у предков цветковых растений, оказались заключенными в полости мегаспорофиллов, имеющих первоначально защитную функцию.

У ряда примитивных цветковых растений плодолистики еще сохранили примитивную листовидную форму. Подобное сходство с листом объясняется тем, что трофофиллы и спорофиллы имеют общее происхождение от "трофоспорофиллов", характерных для папоротников /Тахтаджян, 1964/ В процессе эволюции и специализации мегаспорофиллы теряли свой первоначальный листовидный характер и приобретали множество специфических признаков, связанных с совершенствованием "заботы о потомстве". Плодолистик и плод явились у цветковых растений новой системой, ответственной за защиту семезачатков, семян и успешное расселение особей.

Наличие плодолистика и плода создало возможность созревания семян практически в любое время, в любых условиях и способствовало использованию многочисленной армии агентов, производящих диссеминацию.

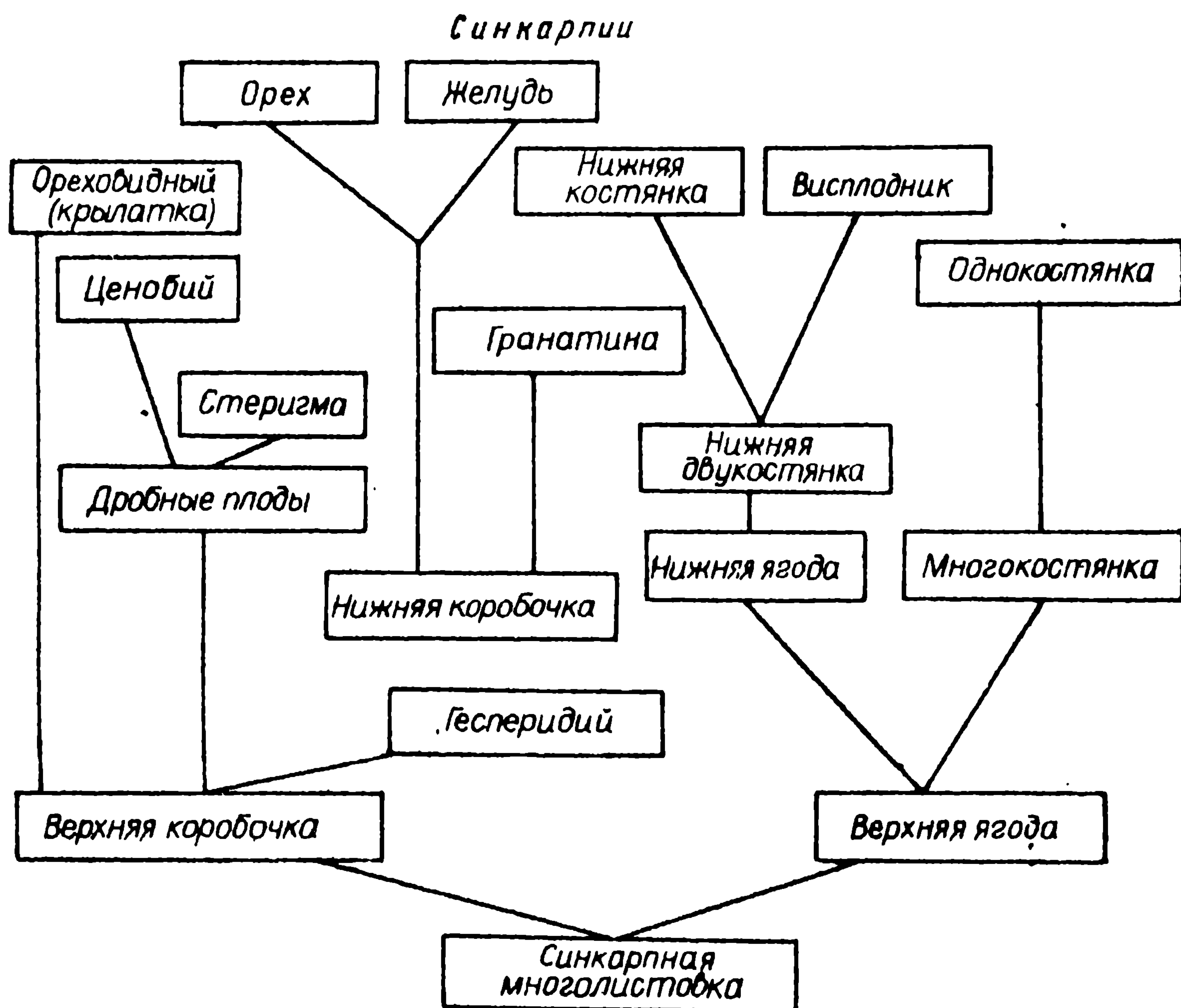
Какие же тенденции наблюдаются в процессе эволюции и специализации основных типов плодов?



Наиболее примитивным типом плода являются апокарпии. Они произошли от исходного типа с открытыми мегаспорофиллами, посредством их смыкания по краям. По-видимому, очень рано сформировались два основных типа плодов - листовка и боб. Дальнейшая эволюция апокарпиев шла путем преобразования этих двух типов.

Рассмотрим основные направления морфологической трансформации листовки /табл.I/. От исходного типа сформировались, по-видимому, как сочные, так и сухие многолистовки. И те и другие возникли на удлиненном цветоложе и первоначально располагались только спирально /затем - циклически/. Следующим этапом эволюции было возникновение сочной и сухой однолистовки, которые произошли путем сокращения числа плодолистиков до одного. Из сочной и сухой многолистовки вследствие сокращения числа семезачатков до одного в каждом плодолистике при сохранении большого их числа возникли многокостянки и многоорешки. При этом отбор шел на тип агентов, производящих расселение. Следующим шагом эволюции явилось появление однокостянок, которые могли также возникнуть из сочной многолистовки.

Более разнообразной оказалась линия развития многоорешка. В процессе его трансформации и специализации по агентам распространения большую роль стало играть цветоложе. Оно делается либо мясистым и сочным, образуя землянччину, либо формирует своеобразный погруженный многоорешек /характерный плод лотоса/, либо образует



мясистый и яркий цинарродий. Вершиной же специализации в этой линии является одноорешек, который мог возникнуть как из однолистовки, так и из многоорешка.

Наиболее примитивным типом плода в линии развития боба является полимерный боб или многобоб, встречающийся у родов Archidendron, Cassi и др. От этого типа путем сокращения числа плодолистиков до одного возникли сухие и сочные бобы. Для этой линии развития характерно образование членистых плодов, отсутствующих в линии развития листовки. Специфика конструкции боба и особенно характер расположения в нем проводящих пучков и семезачатков дали возможность формировать путем дизъюнкции дву- и односеменные диаспоры. Вершиной же специализации боба является образование орешковидных, костянковидных односеменных невскрывающихся бобов. Резюмируя сказанное, можно отметить, что в результате трансформации апокарпиев возникают мономерные, невскрывающиеся плоды.

Наиболее примитивным плодом среди синкарпиев является синкарпная многолистовка, возникшая путем сращения друг с другом плодолистиков циклической многолистовки /табл.2/. От нее произошли верхняя

коробочка и ягода, между которыми нет большой разницы - различия в консистенции перикарпия возникают на последних стадиях их онтогенеза и являются результатом отбора на агентов, распространяющих их диаспоры. Это доказывает тот факт, что в пределах ряда семейств у систематически близких родов встречаются и коробочки и ягоды.

Сращение плодолистиков друг с другом способствовало возникновению нижних плодов, что в биологическом отношении является более целесообразным. Так, из верхней коробочки возникла нижняя коробочка. В результате трансформации последней, вероятно, образовался своеобразный плод - гранатина и весьма специализированные псевдомономерные невскрывающиеся плоды - орех и желудь, в формировании которых участвуют внецветковые элементы.

Из верхней же коробочки возникают и дробные плоды, которые септицидно делятся на отдельные части, соответствующие плодолистикам. Наиболее специализированными типами плодов в этой линии является стеригма и ценобий. Из верхней же коробочки благодаря сокращению числа плодолистиков и количества семезачатков в них возникают псевдомономерные ореховидные плоды, которые часто бывают снабжены крылом.

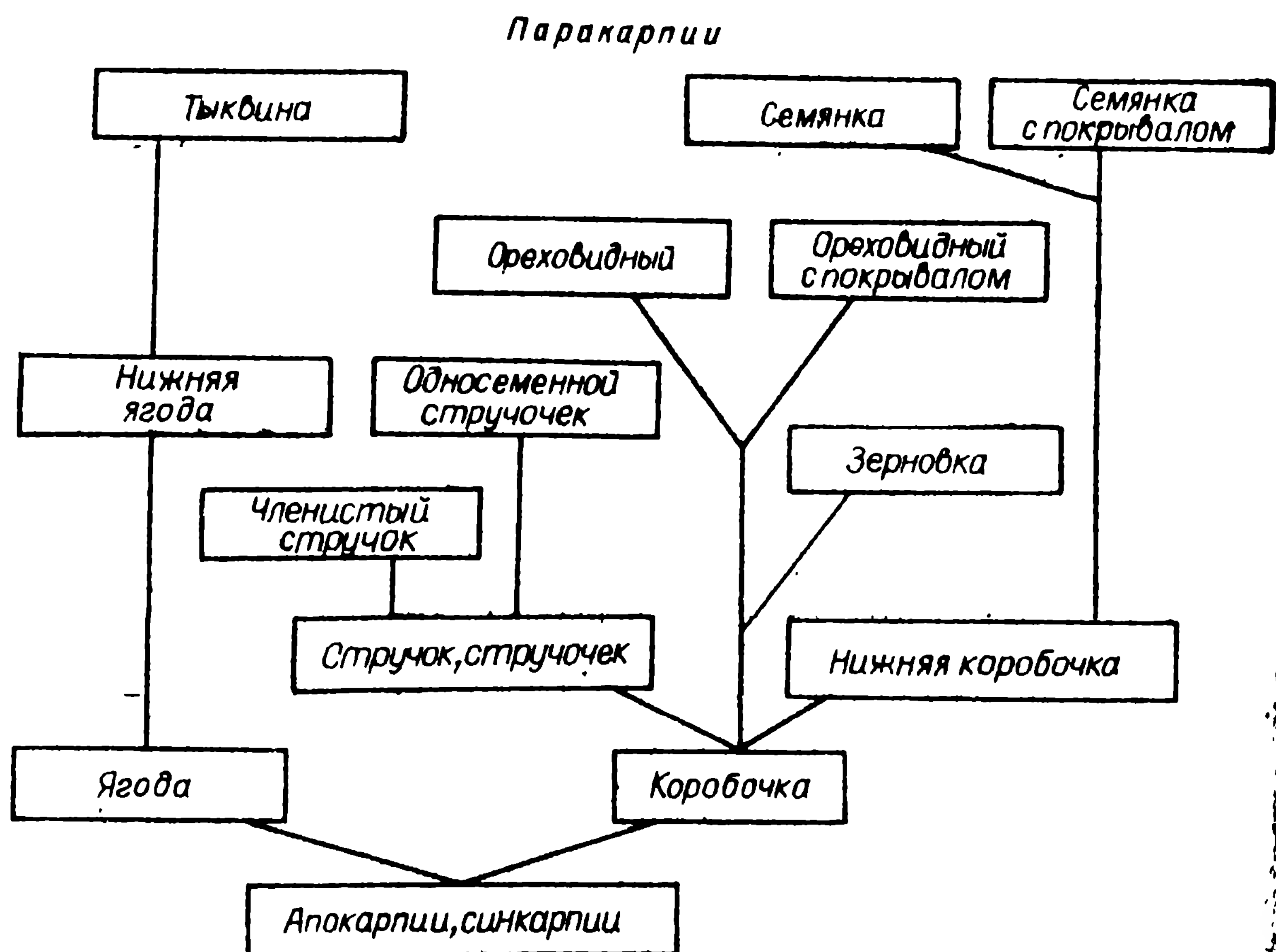
Из верхней ягоды возникает нижняя и в дальнейшем путем одревеснения эндокарпия появляется сначала двукостянка /двукосточковая костянка/, а из последней - нижняя однокостянка и оригинальный плод - вислоплодник. Все эти типы плодов встречаются в семействах аралиевых и зонтичных.

Из верхней же ягоды также путем одревеснения эндокарпия и уменьшения числа семезачатков в плодолистиках образуется сначала многокостянка /многокосточковая костянка/, а затем и однокостянка.

Наиболее специализированными плодами среди синкарпиев являются псевдомономерные невскрывающиеся плоды, которые появляются в различных линиях развития.

Паракарпии, как известно, возникли двумя путями: непосредственно от исходного типа благодаря срастанию раскрытых мегаспорофиллов краями и из примитивных синкарпиев путем дезинтеграции перегородок. Исходными типами среди паракарпиев являются также верхняя коробочка и ягода /табл.3/.

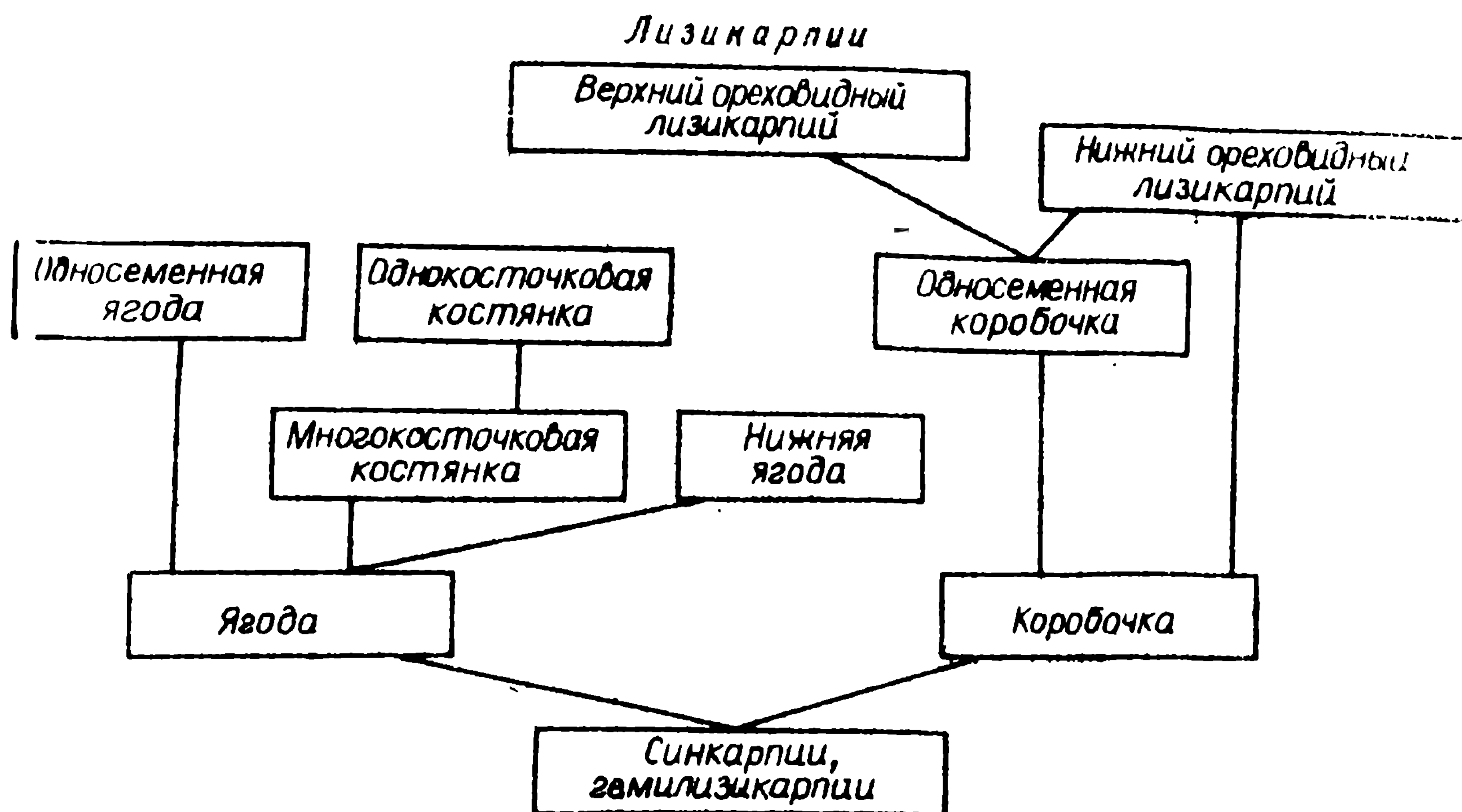
Из верхней ягоды произошла нижняя ягода, а следующим шагом специализации явилось возникновение тыквины.



Более разнообразной была трансформация паракарпной коробоч-ки. Из нее возникни такие плоды, как стручок и стручочек. Следу-щим этапом специализации явилось происхождение членистых струч-ков, что стало возможным благодаря их морфолого-анатомической с-цифики. Следующим шагом эволюции явилось возникновение односе-ного стручечка.

Из паракарпной коробочки благодаря сокращению количевства долистиков и числа семезачатков возникают псевдомономерные нев-вающиеся плоды, такие как зерновка и ореховодный. Из верхней п-карпной коробочки произошла и нижняя коробочка, а дальнейшая с-циализация ее привела к формированию семянок также псевдомоно-ных невскрывающихся плодов. Таким образом, и среди паракарпиев блюдаются те же тенденции - наиболее специализированными явля-односеменные, невскрывающиеся плоды.

Те же тенденции развития наблюдаются и в линиях развития зикарпиев /табл.4/. Последние возникли из синкарпиев и гемиля-карпиев и наиболее примитивными среди них явились коробочки и ды. Дальнейшая специализация и трансформация этих плодов прив-возникновению псевдомономерных, невскрывающихся сочных и сухи-дов.



Таким образом, с момента появления плодов возникло несколько путей их развития. Причем каждое направление представляло серию последовательно шедших преобразований плодов, приведших к возникновению определенных уровней их организации. В пределах же этих уровней шла дальнейшая специализация и усовершенствование в рамках данного типа организации, что привело к образованию ряда подтипов в объеме одного типа.

Общей тенденцией является образование во всех линиях развития односеменных невскрывающихся плодов. Структура таких плодов биологически является весьма прогрессивной и создает ряд преимуществ. Она возникает в результате ускоренного темпа развития плодов и семян, что создает экономию пластического материала, более совершенную защиту потомства, использование различных агентов для расселения, возможность регуляции прорастания потомства по годам и т.д.

Однако следует выяснить, что является ведущим из звеньев - центром управления в отмеченной нами сходной трансформации различных типов плодов? По-видимому, одной из важных причин отмеченных закономерностей является уровень организации зародыша, как важной генетической части системы.

Цветковые возникли в результате "экологического стресса" и наличие на этом этапе двускелетной /двуоболочечной/ системы, где защита зародыша осуществлялась как перикарпием, так и спородермой, обеспечило лучшую сохранность зародышу и давал возможность

ему развиваться вне зависимости от внешних условий практически в любое время года.

Как показано многими исследователями /Hallier,1801, 1912;Meneval,1914; Тахтаджян, 1948, 1966; Грушвицкий, 1961/, наиболее примитивными и исходными являются семена с "недоразвитым" зародышем обильными запасающими питательными тканями. У таких семян после деления от материнского растения зародыш очень мелкий, точечный прорастает лишь после доразвития, разрастания и дифференциации, т буюших довольно длительного времени. В течение этого времени се на нуждаются в надежной защите, которая осуществляется обычно к тканями плода, так и довольно толстой многослойной спермодермой. Плоды в начале эволюции покрытосеменных были невскрывающимися и выполняли в основном функцию защиты, а процесс диссеменации осу ствлялся только семенами после сгнивания и разрушения плода. Это способствовали различные ткани и поверхностные структуры семенной кожуры.

Однако двускелетная система, выполнив свою положительную на этапе становления покрытосеменных, в дальнейшем стала сковыв возможности последующей эволюции плодов и семян и особенно заро шей. Существует явная корреляция между быстрым развитием зароды возможностью более скорого его прорастания и возникновения вскр ющихся типов плодов. Разнообразие таких плодов велико – это лис ки, бобы, коробочки, стручки и т.д. Причем у растений с таким пом плода оболочка последнего предохраняет только семезачатки формирующиеся семена, а расселение видов, как правило, вновь ос ствляется семенами.

Одной из главных тенденций в эволюции плодов является умен ние числа плодолистиков и семезачатков в них вплоть до одного. этому в различных линиях появляются мономерные или псевдомономе односеменные невскрывающиеся плоды. В таких плодах возникает б совершенная односкелетная структура и происходит координация фу ции между перикарпием и спермодермой. Либо перикарпий, либо спер дерма выполняют защитную функцию, а за расселения видов уже от сквенен перикарпий. Этому способствуют не только специальные стр туры перикарпия /сочные и мясистые у костянок и костянковидных п дов; ребра, шипы, волоски, крылья и другие выросты у орехов и о видных плодов/, но и наличие различных цветковых и внецветковых датков, остающихся при плодах и осуществляющих более успешную их семенацию. Здесь наблюдается большая целостность системы.

Зародыш в односеменных плодах, как правило, всегда хорошо развит и в состоянии прорастать без длительного срока стратификации.

Таким образом, степень развития зародыша, по-видимому, индуцирует определенный тип структуры плода и семени. Недоразвитый зародыш характерен для рыхлых систем, а хорошо развитый быстро прорастающий - для компактных моноциклических систем. Увеличение биомассы зародыша и запасание питательных веществ в его органах будет способствовать его прорастанию по принципу концентрированного действия в односеменных плодах даже при наличии мощного деревянистого перикарпия.

Грушвицкий И.В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. - М.-Л., Наука, 1961. - 357 с.
Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. - М.: Изд-во Моск. об-ва испыт. природы, 1948. - 301 с.
Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных.- М.-Л., Наука, 1964. - 236 с.
Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. - М.-Л.: Наука, 1966. - 611 с.
Hallir H. L'origin et le systéme phyletique des Angiosperms exposes a l'aide de leur arbre généalogique. - Arch. Néerl., 1912, ser. 2, p. 1.
Maneval W.E. The development of Magnolia and Liriodendron including a discussion of the primitiveness of the Magnoliaceae.- Bot. Gaz., 1914, 57, p. 3-10.

Ю.С.Корзинников
Памирский биологический институт АН ТаджССР, Хорог

ЕСТЕСТВЕННАЯ МОДЕЛЬ МИКРОПОПУЛЯЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ /НА ПРИМЕРЕ ДИКОРАСТУЩИХ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ/

Полиморфизм у растений, произрастающих в горных условиях, является широко известным фактом. Однако до сих пор нет удовлетворительного объяснения этому явлению. Нами изучался естественный полиморфизм плодовых растений, произрастающих в горных условиях: граната, инжира, винограда, миндаля, абрикоса, облепихи.

В соответствии с требованиями методологии современной популяционной генетики /Левонтин, 1978/ мы изучали структуру популяций по четко различимым признакам и сравнивали популяции различных местообитаний между собой. Для примера разберем нашу оценку признаков - цвет плода облепихи и околюченность.

Плоды облепихи /Hippophaerhamnoides L. / бывают трех основных цветов: желтого, оранжевого, красного. С точки зрения генетики здесь мы имеем дело с гомозиготами по генам желтой и красной окра-

ски и гетерозиготой с промежуточным наследованием. Популяции представлены в основном оранжевоплодными морфами. Это явление можно описать понятием "сверхдоминирование гетерозигот". С изменением высоты над уровнем моря сдвигается соотношение морф, в частности на высоте 3400-3500 м н.у.м. практически не встречаются красноплодные морфы. И этот признак популяций легко объяснить элиминацией гомозигот по "красному гену". Однако геном не содержит генов морфологических и физиологических признаков. Один ген /цитрон, аллель/ кодирует первичную структуру полипептидов /структурные гены/. На самом деле цвет плодов облепихи определяется набором окрашенных веществ /каротиноидов, флавоноидов и др./, из которых первые вносят наибольший вклад в формирование признака.

Если проследить метаболический путь каротиноидов от ключевого вещества - глюкозы, то окажется, что синтез каротиноидов проходит десятки ступеней, каждая из которых контролируется своим ферментом /геном/. Часть этого пути является центральным в энергообеспечении клетки /от глюкозы до ацетил-КоА/. Ацетил-КоА - ключевое вещество более чем десятка метаболических путей, в том числе пути синтеза терпеноидов, от которого ответвляется сравнительно короткая цепочка синтеза каротиноидов.

Желтые плоды содержат мало каротиноидов, красные - максимальное количество. Предположим, что увеличение количества каротиноидов связано с двойной дозой фермента /гена/, контролирующего превращение ацетил-КоА в β - ОН - β - метилглутарил-КоА. На "голодном пайке" окажется, например, цикл ди- и трикарбоновых кислот, один из центральных метаболических путей. Чтобы этого не произошло, необходимо коррелятивное повышение мощности потока веществ от глюкозы до ацетил-КоА. Так можно объяснить лишь гетерозисные эффекты, но не гомозиготность по рецессивным аллелям. В то же время замечено, что у облепихи красный цвет плодов коррелирует с повышенным содержанием масла. А путь синтеза глицерина и триглицеридов /жиров/ ответвляется от магистрального пути: глюкоза - ацетил-КоА. Подобная корреляция указывает на общее повышение мощности /или продолжительности/ потока веществ на указанных путях метаболизма.

Существует еще одна корреляция цвета и продолжительности формирования плодов. Красные плоды выявляются на позднеспелых морфах. Таким образом, ранняя дифференциация семян сокращает срок накопления масла и каротиноидов, поздняя - продлевает. Именно поэтому на высоте 3400-3500 м н.у.м., где вегетационный период очень ко-

колючий, красные плоды отсутствуют. Элиминация идет по признаку позднеспелости.

Цвет плодов облепихи является "хорошим" менделевским признаком /позволяет разбить фенотипы на четко различимые классы/, изменения структуры популяций по этому признаку легко укладываются в понятия современной популяционной генетики, однако связь ген - признак отсутствует. В формировании данного признака принимают участие десятки несцепленных плейотропных генов.

Этот пример является сравнительно простым. Здесь относительно легко прослеживается цепочка от генов к признаку. Разберем более сложный морфологический признак - формирование колючек.

Среди видов миндаля у некоторых верхушечная меристема побега образует колючку, у других - тонкий безлистный отсыхающий побег. В случае формирования колючки в геноме должна функционировать дополнительная генетическая информация /типа надставки/,отвечающая за изменение структуры и функции клеток верхушечной меристемы /постепенное уменьшение числа клеточных рядов и синтез веществ, повышающих прочность клеточных оболочек/.

Побеги дикорастущего граната образуют колючки. В долине р.Пяндж обнаружены кусты "культурного" /сок содержит 0,2-0,5% кислоты/ и "дикого" /6-8% кислоты/ граната. Других признаков, которые позволили бы отличить эти особи, мы не обнаружили. Одним из общих признаков является бесколючесть. С точки зрения генетики это гомозигота по рецессивному аллелю или сверхдоминирование по мутантному аллелю. Однако тщательное обследование показало, что этот признак является возрастным.

Молодые особи, в том числе из укорененных черенков, и "жирующие побеги" формировали колючки в меньшем числе и меньшего размера, чем у морф "дикого" типа. У облепихи, произрастающей на Западном Памире, такое явление обычно.

Гранат и облепиха относятся к видам с высокой скороспелостью пазушных почек, едва ли не каждая из них может дать начало ростовому или репродуктивному побегу. Оба вида можно отнести к очень древним, так как они вышли из третичной флоры. Скороспелость почек, очевидно, является существенным для биологии видов признаком, поэтому он сохранился. Однако возможности для реализации потенциальной семенной продуктивности сократились, превращение репродуктивных побегов в вегетативные встретило затруднения /повышение испаряющей поверхности у граната и снижение освещенности

кроны у облепихи/. Эволюционно более легким, вероятно, оказался путь ограничения меристематической активности. Ряд наблюдений может помочь выявить круг процессов, регулирующих формирование данного признака: корреляцию околюченности с количеством летних побегов, возрастную зависимость проявления признака, замещение колючек тонкими мягкими безлистными побегами /на примере облепихи/.

С увеличением мощности надземной части усиливается снабжени побеговых центров роста углеводами и снижается обеспеченность эл ментами минерального питания. Поэтому ослабление процесса лигниф кации клеток колючки нельзя объяснить снижением потока веществ н пути метаболизма шикимовой кислоты /предшественника фенольных со единений/, который ответвляется от уже упоминавшегося магистраль ного пути утилизации глюкозы.

В то же время при недостатке калия рост камбия ослабляется значительнее, чем верхушечной меристемы - формируются тонкие по ги; при недостатке кальция ограничивается деятельность верхуше ной меристемы /Чендлер, 1960/. Изменения в распределении катион оказывают различное влияние на морфогенез побегов /Корзинников, 1971/. Снижение обеспеченности элементами минерального питания ограничивает меристематическую активность, а выключение кальция приводит к тератам.

В настоящее время невозможно указать конкретный механизм п вращения побега в колючку. Однако для целей данной работы можно метить расстояние от "гена" к признаку. Для удвоения клетки нео ходимо ориентировочно удвоить массу всех структурных еществ, р гуляторных соединений, минеральных веществ, энергообмен, сформи вать митотический аппарат и т.д. Для формирования признака с ув личением числа клеток должен функционировать весь геном клеточн цикла. Точки роста не фотосинтезируют, не поглощают извне минер ные вещества. Эти процессы должны нормально функционировать и о печивать необходимыми элементами точку роста через посредство т спортных путей. Уже только различной степени интеграция провод путей почки с флоэмой и ксилемой побега должна оказывать формат ное действие на изучаемый признак. Иными словами, морфологическ признак более зависим от коррелятивных связей в системе организ чем от функционирования конкретного гена. Клетка является внешн выражением ее информационного пула, но на уровне организма влия экспрессии гена является таким же слабым, как действие водородн связей по сравнению с ковалентными. Фактически уже формирование

проэмбрио выдвигает на первое место в системе регуляторных процессов организма коррелятивные связи, а не экспрессию генов.

Итак, признак - формирование колючки реально существует, наследуется как рецессивная гомозигота или сверхдоминантный аллель, но связь ген - признак отсутствует. Наследуется /или формируется в онтогенезе/ система корреляций, а не устойчивая связь ген - признак.

Подобный пример можно привести и в отношении "хорошего" систематического признака. У облепихи Западного Памира практически отсутствует волосистое опушение листьев - характерный признак листьев облепихи большинства географических рас. Однако в процессе формирования листа на его эпидермисе обнаруживаются три типа чешуй: несущие волоски, их зачатки или без них. В процессе дифференциации и роста листа вначале опадают волосистые чешуйки, затем несущие зачатки волосков. Дольше всего сохраняются ювенильные чешуйки. Таким образом, наличие или отсутствие волосистого опушения дефинитивных листьев не качественный систематический признак различных географических рас облепихи, а всего лишь количественный, что обнаруживается в процессе онтогенетического формирования признака.

С учетом этих замечаний рассмотрим некоторые результаты изучения популяций в основном двух видов - миндаля бухарского /Amygdalus bucharica Korsh. / и облепихи.

В обследованных в 1975-1976 гг. районах Дарвазского хребта и Западного Памира миндаль бухарский встречается в пределах высот 1000-2000 м н.у.м. Здесь можно ожидать существование нескольких поясов фенологической изоляции. Были проанализированы образцы косточек долины р.Пяндж /50 образцов/, боковых ущельев /32 образца/ и перевала Хобу-Рубот /22 образца/.

В долине р.Пяндж /1100-1500 м/ косточки по количественным характеристикам довольно единообразны. Вес косточек колеблется в пределах 0,65 - 0,71 г, высота - 19,2 - 21,0 мм, ширина/высота 0,53 - 0,60, толщина/ширина - 0,65 - 0,75, выход ядра - 39,1 - 47,0%, содержание жира - 52,4 - 56,6%. Различия между образцами статистически недостоверны. Косточки, собранные в нижней части ущелья Рогак, достоверно не отличаются от образцов долины р.Пяндж /вес 0,81±0,20/. На высоте 1700 м н.у.м. косточки достигают 1,03±0,02 г, становятся более узкими и плоскими. Одновременно уменьшается выход ядра - с 51,0±4,14 до 38,1±3,87%.

В долине Пянджа /на высотах 1000-1400 м/ доля ланцетных косточек составляет 40-46%, на высоте 1500-1800 м - 82%. Косточки с прямым основанием на высоте 1000-1100 м н.у.м. выявлены у 60% образцов, на высоте 1200 м /участки изолированы/ - уже 100%. В ущелье Висхарви доля яйцевидных косточек /42%/ почти достигает числа ланцетных /52%/. В нижней части перевала Хобу-Рубот /1700 м/ преобладают косточки со скошенным основанием /62%/, тогда как "типичное" прямое основание встречается лишь у 38% образцов.

Количественные характеристики в сходных экологических условиях изменяются мало. С уменьшением влияния высокотемпературного фактора на больших высотах увеличивается доля крупноплодных образцов с коррелятивным изменением ряда других признаков, повышается и урожайность. Что касается морфологических признаков, то каждое более или менее изолированное местообитание характеризуется наличием хотя бы одного отличительного признака.

В 1978 г. более подробно изучен полиморфизм миндаля бухарского по высотному профилю ущелья Рогак. Первая волна цветения охватывает обширные территории: в долине р.Пяндж одновременное зацветение особей отмечается на протяжении до 100 км с перепадом высот до 300 м. В боковых ущельях перепад высот первой волны цветения не превышает 200 м. Затем в связи с неравномерным возрастанием температуры воздуха во времени и наличием скальных обнажений наблюдаются последовательные волны цветения вплоть до верхней границы распространения миндаля бухарского.

Краткое описание образцов различных поясов фенологической изоляции представлено в табл.1. За базовый принят первый пояс /1200-1400 м н.у.м./. Образцы второго пояса четко отличаются формой носика косточки. Он становится оттянутым, острым. Третий пояс отличается по ряду признаков: черный цвет коры побегов, ланцетная форма листа, увеличение доли крупных косточек с возрастанием толщины эндокарпа. Черный цвет побегов, обычный для миндаля бухарского на Юго-Западных отрогах Дарвазского хребта, здесь неожиданно выклинивается на высоте 1500-1600 м н.у.м. Выше этот признак вновь исчезает, а сохраняются крупнолистные формы листа: ланцетная и яйцевидная и крупноплодные. На высоте 1550-1650 м н.у.м. встречены и толстокорые образцы.

Ряд признаков коррелирует с напряжением экологических факторов /форма листа, величина плодов, толщина эндокарпа/. Форма носика косточки и цвет побегов во втором и третьем поясах отражают

генотипическую обособленность этих микропопуляций. Размер микропопуляций ограничивается несколькими десятками /иногда сотнями/ особей. Если учесть наличие поздноцветущих морф, то размер популяций еще более сокращается.

Небольшой размер популяций, легкость их контакта, облигатное перекрестное опыление при наличии функционально мужских особей объясняют чрезвычайно высокий полиморфизм миндаля бухарского. Из описанных в 1975-1976 гг. 126 образцов косточек 80 отнесены к различным морфам на основе анализа по девяти признакам. Кроме того, обнаружены морфологические и анатомические различия вегетативных органов. Уникальным является пул полиморфизма миндаля бухарского в долине р.Пяндж на высоте 1000 м н.у.м. Побеги бывают голые красные и зеленые опушенные; листья от 6-8 мм до 6-8 см; по габитусу встречаются как обычная кустовая форма с рыхлой светопроникающей кроной, так и древовидная с диаметром ствола до 20 см. Здесь же широко представлена "подушковидная" морфа с густой кроной, под которой долго сохраняются зеленые травянистые растения, когда окружающие выгорают. Подушковидные особи выделяются значительно повышенной урожайностью /до 0,5-3,0 кг по сравнению с 0,15-0,30 кг у кустовых особей/ косточек. Здесь можно видеть три типа приспособления к главному лимитирующему фактору - водообеспеченности. Кустовая морфа теряет листву в летние месяцы и тем сокращает испаряющую поверхность, древовидные особи встречаются по осыпям или вблизи них, где водообеспеченность значительно выше. Подушковидная морфа затеняет почву, снижая температуру, достигающую на открытых местах 60-70°.

В 1977-1979 гг. описаны 500 образцов облепихи крушиновидной в долинах рек Ванч, Бартанг, Гунт, Шах-Дара, Пяндж, Памир.В табл.2 приведено краткое описание образцов, собранных в 1977-1978 гг.

Каждый анализируемый признак встречается у растений,произрастающих во всех местообитаниях. Однако частота признака значительно варьирует. Очень мало крупноплодных образцов /более 150 мг/ обнаружено в долине Ванча /10%/ и в устье Бартанга /3%/. В долине Шах-Дары, в двух соседних точках, отсутствуют либо овальные /на высоте 2900 м/, либо округлые /3130 м/ формы плодов.

Семена обычно яйцевидные. Однако в верховьях долины Шах-Дара доля эллипсовидных достигает 43,7%, продолговатых - 12,6%.В верховьях долины Гунта появляется новая форма семян /33,3%/.

Т а б л и ц а I

Описание образцов миндаля бухарского /Amygdalus bucharica Korsh./ по высотным поясам ущелья Рогак, 1978 г.

Цвет побега	Форма листа	Признаки косточки		
		Вес 30 шт., г	Носик	Толщина эндокарпа
		1200-1400 м н.у.м.		
Серо-коричневый	Эллипсовидная	14,5	Тупой	Тонкий
"	"	14,2	"	"
"	"	19,3	"	"
"	"	19,4	"	"
"	"	14,1	"	"
Черный	Яйцевидная	15,1	"	"
Серо-коричневый	Эллипсовидная	20,2	Острый	"
"	"	12,2	Тупой	"
"	"	14,2	"	"
"	"	24,7	Острый	Средний
		1400-1500 м н.у.м.		
"	"	12,3		Тонкий
"	"	15,8		"
Черный	"	16,0		"
Серо-коричневый	"	12,4		"
"	"	17,6		"
"	"	17,0		"
"	"	19,0		"
"	"	19,1		"
"	"	21,6		"
"	"	23,7		"
		1500-1600 м н.у.м.		
Черный	"	18,2	"	"
Серо-коричневый	Ланцетная	15,3	Тупой	Средний
Черный	"	14,5	Острый	Тонкий
"	"	23,7	Тупой	Средний
Серо-коричневый	Эллипсовидная	23,9	Острый	"
"	"	26,1	Тупой	"
Черный	Ланцетная	24,4	"	"
"	"	24,9	"	Тонкий
Серо-коричневый	"	12,9	"	Средний
"	Эллипсовидная	18,2	"	Тонкий
		1550-1650 м н.у.м.		
"	"	20,8	"	"
"	"	13,7	"	Средний
"	"	22,6	"	Тонкий
"	"	25,6	Острый	Средний
"	Ланцетная	25,2	Тупой	"
Коричневый	Эллипсовидная	19,9	"	"
Серо-коричневый	Яйцевидная	21,0	"	"
"	Ланцетная	28,5	"	"
"	Яйцевидная	24,9	Острый	Толстый
"	Ланцетная	31,0	"	"

Окончание табл.I

Цвет побега	Форма листа	Признаки косточки		
		Вес 30 шт.,г	Носик	Толщина эндокарпа
	1600–1700 м н.у.м.			
Серо-коричневый	Ланцетная	18,2	Тупой	Тонкий
"	"	18,9	"	Средний
"	"	14,4	"	"
"	"	22,3	"	"
"	"	25,5	"	"
	Эллипсовидная	25,4	Острый	"
	"	24,6	"	"
	"	26,7	Тупой	"
		13,6	"	Тонкий
		17,7	"	Средний

Слабоколючие особи отсутствуют в верховьях Гунта и Шах-Дары, но преобладают в верховьях Ванча /89%/, в Абхарве /52%/, в среднем течении Шах-Дары /69-75%/. Длинная плодоножка /5 мм/ отсутствует в долине Гунта, зато в долине Пянджа на высоте 2630 м н.у.м. /Абхарв/ этот признак встречается у 36,1% образцов.

Всего нами учитывались до 30 признаков. И если каждое местообитание характеризуется наличием хотя бы одного отличительного признака /со знаком "плюс" или "минус"/, то в большей степени полиморфизм выступает на уровне отдельной особи. Мы не встретили ни одного экземпляра, тождественного растущим вблизи. По всей вероятности, это характерная черта любого вида, обладающего половым диморфизмом /Левонтин, 1978/.

Некоторые признаки имеют явно адаптивное значение. Так, плоды облепихи в Ванче /среднем течении р.Пяндж/ являются мелкими /60-90 мг/, содержат мало воды /50-59%/, много масла, в расчете на сырой вес 10-15%. В других более прохладных ущельях и верховьях Пянджа увеличивается вес плодов /до 200-300 мг/ и содержание воды до 65-75%. Концентрация масла снижается до 5-10%. В жарких долинах конкуренция между листьями и плодами за воду приводит к отбору мелкоплодных морф. При одинаковой урожайности /по весу/ или при одинаковом расходе воды плодами мелкоплодные морфы оставят больше семян - адаптивное приспособление на уровне экотипа.

В составе пойменной растительности преобладают высокорослые особи - до 4-8 /иногда до 10-14/ м. К высоте 3400-3500 м н.у.м. величина признака уменьшается. Появляются карликовые морфы /15-30 см/. Высокорослые экземпляры отличаются от облепихи иволистной /H. sali-

Т а б л и ц а 2

Краткое описание форм памирской облепихи /встречаемость форм в %/

Район	Высота над уровнем моря, м	Цвет плодов			Размер плодов			Форма плодов					Форма семян		
		Желтый	Оранжевый	Красный	Мелкие	Средние	Крупные	Округлые	Овальные	Бочонковидные	Цилиндрические	Конусовидные	Яйцевидная	Эллипсовидная	Продолговатая
Ванч	1630	38,0	54,0	8,0	51,0	38,8	10,2	43,5	41,3	4,3	8,7	2,2	86,7	8,9	4,4
	2440	5,3	89,5	5,2	47,4	42,1	10,5	31,6	63,2	5,2	-	-	94,7	5,3	-
Пяндж	1850	48,6	37,1	14,3	31,4	65,7	2,8	42,9	40,0	7,1	-	-	91,4	8,6	-
	2630	21,1	63,2	15,7	27,0	51,4	21,6	21,6	40,5	13,5	8,1	16,3	77,8	16,7	5,5
	2900	36,6	51,2	12,2	7,1	42,9	50,0	33,3	33,3	26,2	4,8	2,4	71,4	23,8	4,8
Гунт	2600	53,3	30,0	16,7	3,6	57,1	39,3	63,3	20,0	16,7	-	-	96,6	3,4	-
	3435	44,4	51,9	3,7	15,4	42,3	42,3	54,5	18,2	22,7	4,8	-	47,6	14,3	4,8*
Шах-Дара	2900	21,4	71,4	7,2	14,3	50,0	35,7	57,1	-	7,1	28,7	7,1	78,6	14,3	7,1
	3130	23,5	70,6	5,9	5,8	47,1	47,1	-	41,2	41,2	5,8	11,8	58,8	23,5	17,7
	3400	18,7	81,3	-	-	68,7	31,3	18,7	62,5	18,7	-	-	43,7	43,7	12,6

* 33,3% составляют семена, условно названные "1,5-зародышевые".

Район	Высота над уровнем моря, м	Околюченность в баллах					Максимальное число плодов в колоске	Плодоножка			Опушение побега	
		5	4	3	2	I		Короткая	Средняя	Длинная	Есть	Нет
Ванч	I630	6,5	I2,9	35,5	38,7	6,4	7,9/4-I6/	39,0	51,2	9,8	8,0	92,0
	2440	-	5,5	5,5	38,9	50,0	8,3/5-I6/	52,6	31,6	I5,8	31,6	68,4
Пяндж	I850	25,0	28,I	21,9	I5,6	9,4	7,5/5-II/	53,0	38,2	8,8	II,4	88,6
	2630	4,0	I6,0	28,0	I6,0	36,0	6,6/4-I6/	I6,7	47,2	36,I	90,6	9,4
	2900	7,9	I5,8	28,9	28,9	I8,5	7,2/3-I2/	28,9	65,8	5,3	97,I	2,9
Гунт	2600	I3,6	31,8	22,7	27,3	4,6	6,5/5-II/	53,8	46,2	-	84,6	I5,4
	3435	58,6	I7,2	I3,8	I0,4	-	5,5/4- 8/	81,8	I8,8	-	50,0	50,0
Шах-Дара	2900	-	8,3	I6,7	I6,6	58,3	7,4/5-I2/	50,0	35,7	I4,3	90,0**	I0,0
	3I30	-	6,3	25,0	43,7	25,0	6,4/4-I2/	50,0	35,7	I4,3	I00,0**	0
	3400	-	50,0	50,0	-	-	5,2/4- 8/	73,3	26,7	-	I00,0**	0

** В долине Шах-Дары побеги практически всех образцов имеют опушение, но слабое и в основном только с освещенной стороны.

cifolia Don. / только размером листьев и цветом чешуек листа. Более того, в условиях Памирского ботанического сада местная облепиха превышает иволистную по высоте в два-три раза. Карликовая облепиха, встречающаяся в условиях полынной горной пустыни, ничем не отличается от Тибетской /H.thibetiana Schlecht /, что позволяет отнести эти виды к географическим расам типа алтайской, саянской, кавказской, балтийской и т.д.

На вновь осваиваемых территориях мы видим полиморфизм и по высоте деревьев. В возрасте 7-8 лет встречаются особи высотой 0,5-1,5 и 2,0-3,5 м. К 12-15 годам разрастаются деревья и кусты разных видов ивы и происходит выпад низкорослых морф.

Для того чтобы достоверно оценить распределение какого-либо менделевского признака, популяционисты анализируют его распределение у тысяч экземпляров /на дрозофилах и других лабораторных объектах/. Для этой цели привлекаются различные признаки. Какой результат получится, если использовать максимальное количество признаков? Такая возможность до сих пор не реализована из-за несоразмерности физических и финансовых возможностей экспериментаторов и объема работы.

Какое преимущество мы получаем, анализируя большое число признаков и уменьшая соответственно выборку. Как показано в первой части работы, фенотипические признаки - это онтогенетические, а не генотипические признаки. Любой морфологический признак возникает в процессе онтогенеза в результате реализации наследственной информации в конкретных условиях среды. Поэтому в пределах одной микропопуляции при одинаковой напряженности экологических факторов любой отличительный признак мог бы указывать на генотипические различия. Изучение микропопуляций по большому числу признаков так же выявляет ее структуру, как и самые тщательные лабораторные исследования по ограниченному числу признаков. Однако в ближайшем будущем ни один исследовательский центр не в состоянии иметь климатрон, подобный естественной горной обстановке, где на ограниченной площади /на склонах в пределах нескольких гектаров, в поймах на расстоянии нескольких километров/ можно встретить резкие различия в водообеспеченности, длине фотопериода, эдафических условий. Температура изменяется несколько слабее, но в пределах видового ареала встречаются экстремально высокие и низкие величины.

Второе преимущество вытекает из того, что морфологический признак возникает вследствие взаимодействия органов и тканей. Иерх

чение большого числа признаков неизбежно наталкивает на коррелятивные изменения. А это позволяет перейти к изучению другой ключевой проблемы - биологии развития /онтогенеза/. И в данном случае мы имеем природный климатрон.

Большинство выводов, которые мы могли бы сделать по изменению структуры популяций в пределах ареала и причинах этих изменений, изложены Р.Левонтином /1978/. Однако наш подход позволил сделать и новый вывод. Для оценки приспособленности особи со времен Ч.Дарвина и до наших дней используется показатель количества потомков. Чем приспособленнее особь, тем больше потомков она оставит. Это стержень дарвиновской теории отбора. Однако при такой степени гетерозиготности /оцениваемой по предельному полиморфизму/, как у облепихи, особь не повторяется. Это подтверждается исследованиями селекционеров, работающих с аблигатными перекрестниками /кукуруза/ и облепихой.

Каждый признак формируется в процессе онтогенеза. Поэтому при изменении напряженности экологических факторов адаптивное формирование нового фенотипа будет происходить даже при условии сохранения идентичного генотипа, что в данном случае не более чем редкая случайность. Все это, естественно, в пределах "нормы реакции" для данного генотипа. Поэтому более урожайные особи вносят большой вклад в процветание популяции, а не "удачного" генотипа материнского растения. Однако в конкретном случае и это не так. После того как произошло заселение данного участка, семенное возобновление облепихи практически отсутствует. Идет постепенное вытеснение облепихи теневыносливыми растениями. В контролируемых условиях это выглядит следующим образом. Лесоводы проводят арыки на выравненной пустынной пойме, орошают территорию. За счет запаса семян, приносимых летними разливами рек и ежегодно откладываемых, происходит быстрое заселение территории облепихой /ива поселяется, как правило, позже/. К 25 годам сохраняются лишь самые высокорослые особи. Семена этой новой микропопуляции, смешиваясь с семенами выше расположенных, участвуют в создании новых популяций. Не только особь, но и популяции практически не сохраняются. Это лишь часть набора приспособлений, способствовавших сохранению этого вида из третичной флоры. Полиморфизм выступает как главный элемент устойчивости монотопного вида.

У миндаля преемственность структуры популяции существует. Частично самоопыляемый гранат отличается небольшим количеством морф

/однако мы изучали вид на границе его ареала/. Вегетативно размножаемый инжир представлен стабильными морфами /не выявлен пока и груз мутаций/.

Р.Левонтин остановился перед вопросом, каковы механизмы поддержания гетерозиготности? У облепихи этот механизм мы видим в том, что количество потомков данной особи не ведет к отбору наиболее приспособленных в данное время и в данном месте морф. Если это условие ввести в математический аппарат, использованный Р.Левонтином /с.196/, то на выходе окажется именно максимальная гетерозиготность.

Корзинников Ю.С. Некоторые вопросы морфогенеза репчатого лука и его регуляция. - Автореф. дис. ...канд.биол.наук. - Уфа,1971. 20 с.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. - М.: Мир, 1978. - 352 с.

Чендлер В.Г. Плодовый сад. Листопадные плодовые культуры. - М.: Сельхозгиз, 1960. - 621 с.

И.А.Дудка

Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

ЭВОЛЮЦИЯ БЕСПОЛОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У ГРИБОВ

Способность к самовоспроизведению - одна из основных особенностей живых систем. На молекулярном уровне специфическим свойством процесса репродукции является удвоение нуклеиновых кислот.На организменном уровне этот процесс представлен разнообразными формами неодинаковой степени сложности - от простого деления одноклеточных организмов до полового воспроизведения животных и растений, в том числе грибов, которое характеризуется большой сложностью в структурном и функциональном отношениях.

Такие функции организма, как питание, рост, дыхание, необходимы для поддержания жизни уже возникшего индивидума, тогда как размножение обеспечивает возникновение новых организмов, которые в основных чертах сходны с материнскими и обычно превышают исходное число индивидумов, принимавших участие в воспроизведении. Таким образом, одним из характерных признаков размножения следует считать увеличение числа особей данного вида с последующим их расселением, т.е. с расширением территории, занимаемой видом.

Хотя способы размножения в растительном и животном мире крайне разнообразны, их можно свести к трем основным типам: вегетативному, бесполому и половому. Вегетативное размножение осуществляет-

ся путем развития новой особи из органов или клеток, которым присущи вегетативные функции в составе материнского организма. Бесполое и половое размножение осуществляется с помощью специализированных клеток, функцией которых является только воспроизведение. В частности, бесполое размножение происходит с помощью специализированных соматических клеток - спор, которые продуцируются материнским организмом, при созревании отделяются от него и служат воспроизведению новых особей при попадании в соответствующие развитию данного организма /гриба/ условия.

Существуют различные подходы к трактовке бесполого размножения в плане объема этого термина. Зоологи понимают бесполое размножение широко, включая в него и вегетативное. Ботаники стоят на позициях выделения этих типов размножения в два самостоятельных. П.Г.Светлов /1978/ по этому поводу пишет: "Бесполое размножение характеризуется отсутствием гамет и гаметогенеза. Это уже отражено в самом термине "бесполое размножение"; всякий способ размножения без участия половых клеток должен быть отнесен к этому типу. Ботаники суживают значение этого термина, сохраняя его лишь за одним из видов бесполого размножения /в собственном смысле/,т.е. за размножением, связанным с образованием спор, у животных вовсе отсутствующим /если не считать паразитических простейших/. Мы сохраняем за термином бесполое размножение его первоначальное более общее значение, т.е. включаем в него и спорогонию и вегетативное размножение; таким образом,бесполое размножение - это возникновение новых особей из любой части материнского организма при условии, что эта часть не превращена в женскую половую клетку" /с.44/. В последнее время взгляды П.Г.Светлова и других зоологов, занимающихся морфогенезом /Иванова-Казас, 1977/, в определенной мере начинают разделять и некоторые ботаники. Так, Т.И.Серебрякова/1978/ пишет: "Новые особи могут образовываться от родительских бесполым путем, т.е. без участия гамет и полового процесса. Это бесполое размножение в широком смысле. Родительская особь или разделяется на более или менее равные части, или отделяет от себя зачатки дочерних особей, которые способны развиться в самостоятельные растения. Зачатки представляют собой или части вегетативного тела, например,почки или специализированные клетки, называемые спорами. Размножение спорами называют бесполым размножением в узком смысле, а все остальные случаи можно охарактеризовать как вегетативное размножение" /с.366/.

Третий тип размножения - половой /мы все же стоим на позиции большинства ботаников, рассматривающих вегетативное размножение как самостоятельный способ воспроизведения растений/. В половом размножении обычно участвуют две особи и в результате слияния двух половых клеток - женской и мужской образуется зигота, которую можно рассматривать как новый организм в самом начале его развития. Чаще всего половые клетки являются специализированными, т.е. выполняют только функцию размножения и представляют собой гаметы. Способность к слиянию - характерная особенность гамет, отличающая их и от спор, и от вегетативных клеток. В относительно редких случаях /у некоторых низших грибов и водорослей/ половой процесс у растений происходит в результате слияния неспециализированных клеток.

После краткой характеристики полового размножения перейдем к сравнению трех описанных выше типов воспроизведения. Такое сравнение дает возможность выделить основные отличительные черты бесполого размножения: I/ споры, специализированные клетки, предназначенные для бесполого воспроизведения, дают начало новым особям без слияния с другими клетками; 2/ споры всегда покидают материнский организм и поэтому обеспечивают расселение вида на определенной территории. Онтогенез новой особи начинается после изоляции споры как части материнского организма, которая, отделившись и освободившись от влияния этого организма, становится новым биологическим индивидом, способным восстановить все особенности взрослой особи.

Закономерности вегетативного и бесполого размножения грибов до последнего времени не получили должного внимания, до сих пор изучение этих типов воспроизведения у них в основном сводилось к описанию морфологии этих процессов. Между тем понимание закономерностей вегетативного и бесполого размножения, установление этапов их эволюции в этой группе организмов необходимо и прежде всего потому, что у многих грибов оно остается основной, а иногда даже единственной, как у ряда несовершенных грибов, формой воспроизведения.

Для обсуждения основных проблем эволюции бесполого размножения грибов кратко охарактеризуем известные у этой группы организмов формы вегетативного и бесполого размножения.

Рассматривая вегетативное размножение грибов как увеличение числа особей данного вида посредством отделения жизнеспособных частей вегетативного тела гриба, можно выделить следующие основ-

ные способы этого типа воспроизведения: I/ распад мицелия /отдельных гриф гриба/ на части, продолжающие самостоятельное развитие; 2/ почкование, особо характерное для дрожжевых грибов; 3/ образование оидий и хламидоспор. Последний способ может рассматриваться как переходная форма от вегетативного размножения к бесполому. Хотя и оидии, и хламидоспоры образуются в результате распада мицелия из его вегетативных клеток, однако они уже в определенной мере специализированы /например, наличие утолщенных, обычно темноокрашенных оболочек у хламидоспор/. Совокупность новых особей, которые образуются от одной материнской особи при вегетативном размножении последней, является типичным клоном, дочерние организмы в котором несут на себе отпечаток возрастного состояния материнского. Если распадается на вегетативные клетки мицелий стареющей колонии гриба, то и дочерние колонии быстро стареют и отмирают.

Бесполое размножение грибов,по-видимому,возникло как результат эволюции вегетативного воспроизведения.Различные этапы этих двух типов размножения, отражающие ступени их эволюционного развития, закреплены в онтогенезе отдельных представителей низших грибов из класса хитридиомицетов. У низкоорганизованных представителей этого класса известны примеры такого типа онтогенеза, при котором размножение идет практически вместе с развитием и заключается в том, что достигший известного периода зрелости организм делится на две части и из одного индивидуума образуются два /некоторые виды ольпидиевых и синхитриевых грибов, вегетативное тело которых представлено голым одноядерным амебоидом/. Но в большинстве случаев даже у этих стоящих на наиболее низком уровне организации представителей класса хитридиомицетов подобный тип вегетативного размножения является атавистическим. Чаще имеет место другой, более сложный по сравнению с простым делением способ размножения, который уже может рассматриваться как форма бесполого размножения. При этом эволюция идет в направлении дифференциации функций, при которой голый амебоид ольпидиевых или синхитриевых хитридиомицетов выполняет вегетативные функции питания, дыхания, секреции, после чего,достигнув определенного состояния физиологической зрелости, прекращает функционировать как таллом гриба и целиком превращается в аппарат для размножения /зооспорангий или цисту/, одеваясь при этом вторичной оболочкой. В таком зооспорангии или цисте и образуются споры бесполого размножения. Это так называемый голокарпический тип разви-

тия, при котором все вегетативное тело гриба превращается в орган бесполого размножения.

Дальнейший ход эволюции этого процесса, который также прослеживается на представителях класса хитридиомицетов, заключается в последовательной дифференциации таллома на вегетативные и репродуктивные части. Так, в семействах ризофидиевых, хитридиевых и некоторых других много представителей с монокарпическим строением таллома, который характеризуется наличием вегетативной ризоидальной части /сходной с мицелием, но без ядер/ и репродуктивной части в виде сидящего на ризоидах шаровидного или грушевидного зооспорангия /явление эукарпии/. Семейства кладохитриевых и мегахитриевых включают представителей, воплощающих в строении организма еще одну ступень эволюции органов бесполого размножения. Для них характерно поликарпическое строение таллома, который возникает из одноядерного ризомицелия путем образования сложной системы собирательных клеток и в результате превращается в полицентрический многоклеточный таллом, несущий иногда до нескольких десятков зооспорангиев /например, у гриба Cladochytrium tenuae /. Наиболее высокого уровня развития множественные зооспорангии достигают у представителей бластокладиевых и моноблефаридовых хитридиомицетов, где они расположены на многочисленных разветвлениях таллома и отделены от них настоящими перегородками. Множественные зооспорангии - прогрессивная ветвь эволюции бесполого размножения низших грибов, обеспечивающая массовую продукцию спор, а следовательно, создающая бо́льшую вероятность их выживания и расселения.

Подобный параллелизм в эволюции органов бесполого размножения отмечен и в классе оомицетов, где низшие представители из порядка лагенидиальных аналогично низшим хитридиомицетам развивают органы бесполого размножения по голокарпическому типу, когда все вегетативное тело превращается в один зооспорангий. Для высших представителей класса оомицетов /порядки сапролегниальных, лептомитальных, пероноспоральных/ характерна дифференциация таллома на вегетативную часть в виде хорошо развитого ценоцистического мицелия и репродуктивную часть, в том числе органы бесполого размножения - зооспорангии /а у пероноспоральных - конидии/, отделяющиеся перегородками от несущих гиф вегетативного таллома.

Таким образом, у представителей рассмотренных классов низших грибов споры бесполого размножения являются преимущественно эндогенными по происхождению, они образуются в специальных вместили-

щах - спорангиях и представляют собой спорангиоспоры. У подавляющего большинства хитридиомицетов и оомицетов спорангиоспоры имеют один или два жгутика различного строения, с помощью которых они передвигаются, т.е. спорангиоспоры низших грибов, приуроченных преимущественно к водным экотопам или к развитию при наличии капельно-жидкой воды, являются зооспорами.

В пределах класса оомицетов четко прослеживается основная тенденция в эволюции эндогенных спор бесполого размножения, а именно переход от активно подвижных зооспор к неподвижным спорангиоспорам, что связано с постепенным изменением условий существования: от водных к наземным через все градации амфибийных местообитаний /Ячевский, 1933/. Общеизвестна эволюция эндогенных подвижных /зооспоровых/ бесполых спороношений в экзогенные неподвижные /конидиальные/ бесполые спороношени в порядке пероноспоральных, когда у одних представителей из родов Phytophthora, Plasmopara, Scerospora, Albugo спорангии обычно образуют зооспоры и только иногда у видов родов Phytophthora, Plasmopara, Sclerospora могут прорастать как конидия гифой, поскольку у видов родов Peronospora, Bremia. Наоборот, обычным типом прорастания спорангия является конидиальное прорастание ростковой трубкой, что означает превращение спорангия в конидию, переход от эндогенных спор к экзогенным.

Переход от эндогенных спор бесполого размножения к экзогенным - тенденция, которая четко прослеживается и в классе зигомицетов. Если для представителей порядка мукоральных характерны эндогенные спорангиоспоры, то в порядке энтомофторальных бесполое размножение осуществляется конидиями. Да и в самом порядке мукоральных четко выражен процесс перехода от эндогенного типа бесполого спороношения к экзогенному, примером чему могут быть односпоровые спорангиоли мукорового гриба Chaetocladium brefeldii, мортиэреллового гриба из рода Haplosporangium, хоанефоровых грибов из рода Choanephora или спорокладии с односпоровыми спорангиолами у видов рода Coemansia, или распадающиеся на односпоровые части многоспоровые спорангиолы видов рода Piptocephalis и др.

Таким образом, у зигомицетов на многочисленных примерах из числа существующих ныне форм можно проследить постепенный переход от типичных эндогенных спорангиоспор к экзоэндогенным спорангиолам /в порядке мукоральных/ и далее к экзогенным конидиям /в по-

рядке энтомофторальных/, обособляющимся от недифференцированной несущей гифы.

Итак, эволюция бесполого размножения у низших грибов, очевидно, шла по линии от зооспорангия к спорангию, от спорангия к конидии. А.А.Ячевский /1933/ рассматривал виды рода Aplanes из класса оомицетов, у которых в спорангиях образуются не зооспоры /несмотря на водный образ жизни гриба/, а отдельные комочки протоплазмы, которые тут же, не выходя из зооспорангия,одеваются оболочкой, т.е. превращаются в неподвижные споры, и прорастают, причем ростки их пробуравливают оболочку спорангия как возможное звено между зооспорангиальными и спорангиальными формами. По-видимому, в действительности существовали такие гипотетические переходные формы от зооспорангиального типа бесполого размножения к спорангиальному. Однако параллельно происходил переход непосредственно от зооспорангиального типа бесполого размножения к конидиальному.

Массового развития и наибольшего разнообразия по способам образования и морфологии конидиальный тип бесполого размножения достигает у высших грибов, в особенности у представителей класса аскомицетов. У многих высших грибов, объединяемых в группу несовершенных или формальный класс дейтеромицетов, половое размножение неизвестно вообще и увеличение числа их биологических единиц происходит только за счет бесполого размножения с помощью различных типов конидий, важнейшими среди которых по морфогенезу являются таллоконидии /артроконидии и алевриоконидии/ и бластоконидии /голобластоконидии, энтеробластоконидии и фиалоконидии/. Конидии на первый взгляд кажутся регрессивным образованием по сравнению со спорангиями, также характерными для грибов, ведущих наземный образ жизни, поскольку спорангии содержат огромное количество спор, тогда как конидия одна. Однако это невыгодное для вида количественное соотношение продукции спор бесполого размножения в процессе эволюции конидий было компенсировано различными адаптациями. К их числу относятся: 1/ усложнение конидиеобразующего аппарата /интенсивное ветвление конидиеносцев, которые у большинства высших грибов в отличие от энтомофторальных представляют собой специализированные структуры, их уплотнения, скопления в виде пучков, лож, образование различных плодовместилищ, расположение конидий в цепочках, увеличение размеров конидиогенной клетки и ее пролиферация и ряд других/; 2/ образование у одного вида гриба нескольких конидиальных спороношений.

Прослеживая эволюцию бесполого размножения у грибов, следует присоединиться к классическому положению о том, что при всем разнообразии форм и способов бесполого размножения в этой группе этот процесс и структуры, лежащие в его основе, выглядят достаточно однородными. В основе этого типа размножения грибов лежит такая структура, как зооспорангий, которая в результате постепенного перехода грибов от водного образа жизни к наземному трансформировалась в две другие структуры - спорангий и конидию.

Анализ цитологических данных приводит к выводу о том, что бесполое размножение у грибов происходит преимущественно в гаплоидной фазе. Этим объясняется тот факт, что оно так хорошо развито у многих низших грибов, поскольку у них гаплоидная фаза доминирует над диплоидной в жизненном цикле. Бесполое размножение в несовершенной гаплоидной стадии свойственно и многим сумчатым грибам, в цикле развития которых также наблюдается преобладание гаплоидного состояния над диплоидным. При обратном соотношении этих состояний, т.е. при доминировании диплоидной фазы, что характерно для базидиомицетов, резко снижается и роль бесполого размножения в увеличении численности грибов и их распространении.

Такова общая картина эволюции бесполого размножения у грибов, построенная преимущественно на основании данных по морфологии структур, с помощью которых этот процесс осуществляется, и отчасти данных по мофогенезу, которые имеются для незначительного числа представителей этой большой группы организмов. Для более глубокого проникновения в сущность такой общебиологической проблемы, как бесполое размножение грибов, в ближайшее время предстоит помимо вопроса о происхождении и эволюции конкретных форм бесполого размножения у представителей различных таксономических и экологических групп решить вопросы, связанные с тем, какие факторы регулируют процессы размножения, приводя к доминированию или,наоборот, к ингибированию бесполого размножения в жизненном цикле грибов, что лежит в основе явления "множественного онтогенеза", когда у одного вида гриба известно несколько различных стадий бесполого размножения /плеоморфизм/, в какой степени соматические клетки грибов являются носителями наследственности, отличается ли значение бесполого размножения в разных экологических группах грибов /например, у сапрофитов и паразитов/. Ответы на многие из этих и других вопросов, связанных с процессом бесполого размножения грибов, могут быть получены только при накоплении достаточного количества фак-

тического материала по морфогенезу зооспорангиальных, спорангиальных и конидиальных спороношений организмов этой группы, по особенностям чередования поколений в их цикле развития, по роли спор бесполого размножения в увеличении количества индивидов и их расселении в различных группах грибов. Именно эти аспекты и являются важнейшими направлениями, по которым должны проводиться исследования, задача которых представить основания для решения ряда теоретических вопросов, связанных с процессом бесполого размножения у грибов.

Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение животных. - Л.: Изд-во Ленингр. гос.ун-та, 1977.- 240 с.

Светлов П.Г. Физиология /механика/ развития. Процессы морфогенеза на клеточном и организменном уровнях. - Л.: Наука, 1978. - Т.2.-279 с.

Серебрякова Т.И. Воспроизведение и размножение растений. Циклы воспроизведения. - В кн.: Ботаника. Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978, с.365-387.

Ячевский А.А. Основы микологии. - М.-Л.: Гос. изд-во колхозной и совхозной лит. 1933. - 1036 с.

А.С.Бухало, С.П.Вассер
Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

ЭВОЛЮЦИОННОЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ КУЛЬТУРАЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВЫСШИХ BASIDIOMYCETES

За последние десятилетия накопилось много данных по вопросам морфологии, анатомии, цитологии, онтогенеза, биохимии, экологии, географии высших Basidiomycetes. Они дают богатый материал для освещения вопросов происхождения, эволюции, родственных связей, систематики высших базидиальных грибов. В последнее время уделяется значительное внимание изучению культуральных особенностей высших базидиальных грибов как дополнительному таксономическому критерию и источнику ценных данных при филогенетических построениях. Использование культуральных признаков высших Basidiomycetes позволяет выработать единую концепцию вида на основе изучения их полного жизненного цикла, т.е. не только высшей стадии плодоношения, которой раньше уделялось основное внимание, но и морфологических особенностей вегетативной фазы развития. Ряд культуральных особенностей позволяет оценить эволюционную продвинутость таксонов различного ранга, как и всей группы высших Basidiomycetes. Культуральный метод по-

зволяет ввести новые морфологические критерии подобно тем, которые используются в микробиологии.

С начала 30-х годов XX в. и до последнего времени ученые продолжают изучать культуральные особенности различных таксонов высших Basidiomycetes /Brodie,1936; Biggs, 1938; Davidson, Campbell a. Vaughn, 1942; Nobles, 1948, 1958, 1965, 1971; N.Fries, 1949;McKeen, 1952; Maxwell,1954;Pantidou, 1961, 1962, 1970;Semerdžieva,1965, 1966; Суворов, 1965, 1971;Semerdžieva, Cejp, 1966; Siepmann,Zycha, 1968; Miller, 1967, 1969, 1971; Westbuizen, 1971; Гарибова, Сафрай, 1972; Гарибова, Шалашова, 1973; Gelland,1973; Taylor, 1974; Martin a. Gilberson, 1976; Дудка, Вассер, Солдатова и др., 1978; Stalpers, 1978; Давыдкина, 1978/. Упомянутыми выше работами показано значение культуральных особенностей для таксономических и филогенетических построений. Однако в настоящее время наблюдаются две диаметрально противоположные тенденции в отношении применения культурального метода. Одни микологи, переоценив его, отдают предпочтение изучению морфологических особенностей в культуре по сравнению с изучением морфологии карпофоров. Другие, к сожалению, до последнего времени не придают должного значения культуральным особенностям. Мы считаем, что культуральный метод как один из удобных, надежных, дающий дополнительную информацию в суждениях о виде и других таксонах, следует широко использовать, но в сочетании с другими методами. В связи с этим уместно вспомнить высказывание А.Берджеса /Burges цит. по Singer, 1975/, который писал: "...в группе,которая представляет трудность для классификации, и количество признаков которой невелико или, наоборот, очень разнообразно, поступление дополнительных сведений должно только приветствоваться".

В качестве положительного примера использования культурального метода можно привести работы М.Ноблз /Nobles,1958,1965,1971/, в которых дается описание чистых культур свыше 200 видов лигнофильных Basidiomycetes, а для Polyporaceae приведен ключ для определения по культуральным признакам с уделением особого внимания скорости роста,анатомическим и физиологическим особенностям мицелия.Культуральные особенности Polyporaceae используются М.Ноблз /Nobles,1958,1971/ и для филогенетических построений.

П.А.Суворов /l.c. / изучил культуральные признаки более 400 штаммов 32 видов дереворазрушающих грибов. Например, на основании изучения культуральных признаков полиморфного афиллофорального гриба Phellinus igniarius (Fr.)Quel., из которого выделено два само-

стоятельных вида /Ph. robustus /Karst. / B.et G., Ph. tremulae /Bond./Bond. et Boriss./ и семь морфологических форм /Бондарцев, 1953/, П.А.Суворов приходит к выводу, что речь идет об одном виде с двумя формами – f. betulae и f.tremulae.

Т.А.Давыдкина /1973; 1978/, изучая культурально-морфологические особенности 10 видов стереумовых грибов /Stereaceae Pil./, показала, что исследованные виды четко различаются по внешнему виду колоний, скорости роста мицелия и по микроскопическим особенностям строения мицелия.

В работе Дж.А.Сталперса /Stalpers.1.c. / сведены данные о культуральных особенностях 1100 штаммов 550 видов Aphyllophorales. Оценено таксономическое значение признаков. Приведен ключ для определения изученных видов.

В порядке Agaricales таких работ меньше, что, по-видимому, связано со значительными трудностями выделения этих грибов в чистую культуру.

М.Семерджиева /Semerdzieva,1965/ изучала культуральные особенности 57 видов Agaricales. Отмечается возможность разработки методов идентификации видов многих родов по культуральным признакам. Например, по скорости роста М.Семерджиева разделила Agaricales на четыре группы: а/ очень быстро растущие /Pleurotus ostreatus/; б/ быстро растущие / Macrolepiota procera/; в/ медленно растущие /Calocybe gambosa /; г/ плохо растущие или совсем не растущие /Amanita caesarea./.

Значительный интерес представляет работа О.К.Миллера /Miller, 1971/, посвященная культуральным особенностям Tricholomataceae как дополнительному таксономическому критерию. Автор исследовал 125 штаммов и 70 видов из различных ботанико-географических районов США. Показано на основании изучения культуральных особенностей трихоломовых грибов, что Tricholomataceae не является естественным семейством, хотя многие из входящих в него родов, по-видимому, связаны друг с другом. Было установлено, что виды некоторых родов /Lentinellus, Lentinus, Xeromphalina, Flammulina и др./ имеют в культуре четкие специфические отличительные признаки, а виды родов Clitocybe, Collybia, Tricholoma, например, их не имеют. Автор отмечает, что химические цветовые реакции, проводимые на мицелиальных культурах, характеризуются определенным временем протекания. О.К.Миллер считает, что образование в культуре у некоторых видов зачатков карпофоров в виде клавариоидных структур можно рассматри-

вать как определенную онтогенетическую информацию о происхождении Tricholomataceae.

Ниже рассмотрим характерные особенности мицелиальной колонии, могущие иметь таксономическое и филогенетическое значение.

Долипоровая перегородка. Специфической для высших базидиомицетов является структура в межклеточной перегородке - так называемая долипора /Moore, McAleer, 1962/, таксономическое значение которой для всей этой систематической группы общеизвестно. Наличие у высших базидиомицетов долипоровой перегородки, несомненно, связано с эволюцией ядерного состояния. С помощью долипоровой перегородки осуществляется миграция ядер.

Гифальная система. Вегетативная система Basidiomycetes, как и большинства грибов, является вариацией системы ветвящихся гиф, которые различаются в довольно узких пределах по ширине, длине клеток, толщине клеточных стенок, характеру ветвления. Л.В.Гарибова и Б.Л.Мокеева /1974/ установили, что в пределах рода Agaricus среднее значение длины клеток мицелия в определенной фазе роста/на 12-е сутки/ достоверно различается и имеет для некоторых видов таксономическое значение. В процессе эволюции Basidiomycetes возникла дифференциация гифальной системы в карпофорах, что находит отражение и и различиях микроскопических признаков гифальной системы в культурах.

В культурах базидиомицетов наблюдается большое разнообразие видоизмененных гиф, которые классифицируются по типу ветвления,толщине клеточных стенок и исполняемой функции. Выделяют три основных типа гиф /рис.1/: генеративные /дают начало скелетным и связывающим гифам, тонкостенные, с перегородками, ветвящиеся,с пряжками или без них/; скелетные /толстостенные, обычно не ветвящиеся, без перегородок или со вторичными перегородками/; связывающие /сильно ветвящиеся, узкие, редко с перегородками, толстостенные, перепутанные/. Имеются и более дробные классификации гифальной системы. Так, Дж.А.Сталперс /Stalpers,l.c./, кроме указанных трех типов, дает описание 26 типов гиф.

При дифференцировке гиф в культуре часто образуются различные микроструктуры /цистиды, глеоцистиды, щетинки, щетиночные гифы,вздутия разных типов/ и фальные узлы, имеющие эволюционное значение. О.К.Миллером /Miller, 1971/ для характеристики типов клеточной дифференциации в культуре использована классификация Р.Корфа /Korf, 1958/, предложенная последним для таксономической характеристики

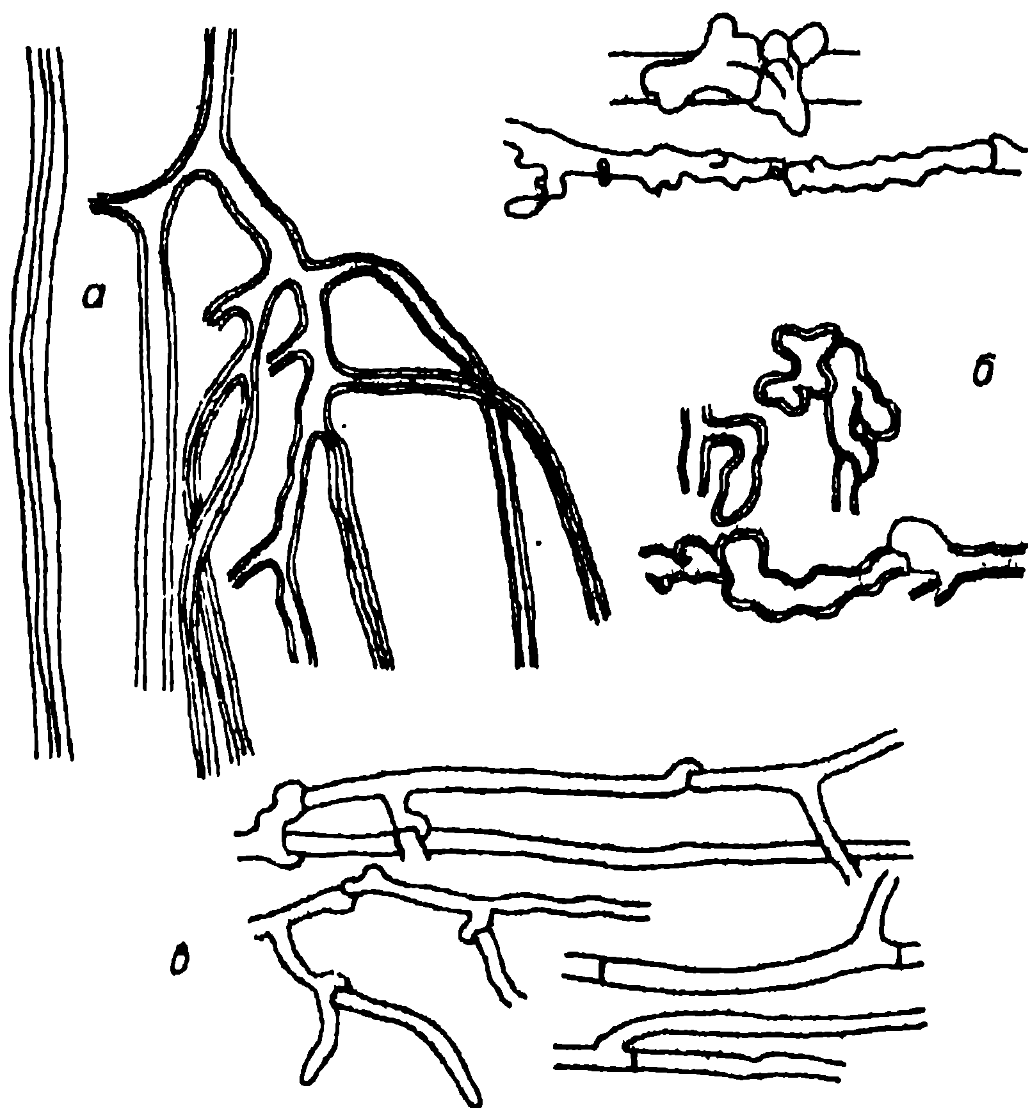


Рис.I. Типы гиф высших Basidiomycetes:
а - неразветвленные и разветвленные скелетные гифы; б - связывающие гифы; в - генеративные гифы с пряжками и без пряжек.

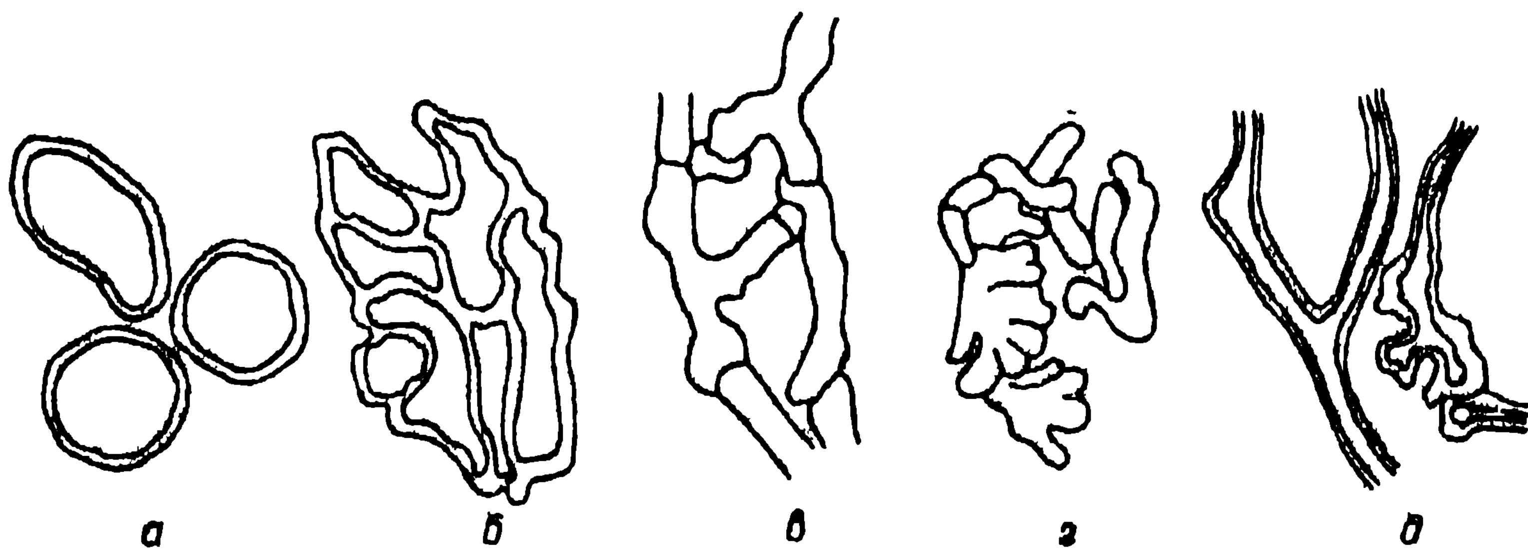


Рис.2. Типы структур клеточной дифференциации:
а - округлая; б - угловатая; в - переплетенная; г - эпидермоидная; д - сглаженная /по Miller, 1971/.

Discomycetes. Согласно этой системе выделяют пять типов структур: /рис.2/ округлая /textura globosa /, угловатая /textura angularis/, переплетенная /textura intricata /, эпидермоидная /textura epider-

moidea /, сглаженная /texture oblite/. По данным О.К.Миллера /Miller, l.c. /, указанные структуры имеют различную эволюционную ценность, однако важно то, что наличие определенного типа структур характерно для штаммов одного и того же вида из различных ботанико-географических зон.

Пряжки. Морфологической особенностью гиф высших базидиальных грибов являются пряжки, которые представляют собой небольшие дугообразной формы клетки, расположенные против поперечной перегородки гифы. Пряжки появляются лишь после диплоидизации мицелия. Пряжки, хотя и являются характерной особенностью высших базидиомицетов, но встречаются не у всех видов этих грибов. Этот признак является постоянным для вида и в ряде случаев для рода. В тех случаях, когда пряжки имеются, количество, форма и расположение их на мицелии у различных видов бывает неодинаковым. По мнению ряда авторов / Nobles, 1965, 1971; Stalpers, 1978/, из всех микроструктур именно пряжки имеют важнейшее эволюционное и таксономическое значение.

Наличие пряжек на мицелии высших базидиомицетов рассматривается как примитивный признак /Singer, 1962, 1975; Nobles, 1971/ и принимается в построениях эволюционных схем разных таксонов. Так, Л.В.Гарибова и Н.Б.Шалашова /1973/ в роде Agaricus обнаружили характерные пряжки у A. campestris и A. subperonatus и на основании этого при построении системы рода рассматривают эти виды как более примитивные и древние. Пряжки, по данным А.Х.Смита /A.H.Smith, 1966/, отсутствуют у более высокоорганизованных Gasteromycetes, у большинства Boletales. В то же время они обнаружены у 700 видов рода Cortinarius, у большинства полипоровых грибов (Lentz, 1971).

Дж.А.Сталперс /Stalpers, l.c. /, например, выделяет четыре группы афиллофоральных грибов по типу образования и распределения пряжек: а/ пряжки образуются на всех перегородках; б/ пряжки редки или отсутствуют в зоне роста, но имеются у всех других расположенных ниже перегородок; в/ пряжки редко встречающиеся /возле перегородок могут возникать множественные или мутовчатые пряжки/; г/ пряжки отсутствуют.

Дж.А.Сталперс считает, однако, что для целей эволюционных и таксономических построений очень важно выделение групп видов, сочетающих признак наличия и распределения пряжек с признаком наличия лакказы или других ферментов. Наличие лакказы, например, определяется простой макрохимической цветовой реакцией с α-нафтолом.

Органы вегетативного и бесполого конидиального спороношения. Не вызывает сомнения, что эволюция ряда групп грибов шла по пути образования структур, предназначенных для выживания и размножения в неблагоприятных условиях существования, препятствующих протеканию нормального полового процесса. У высших базидиальных грибов это прежде всего органы вегетативного размножения - хламидоспоры и в меньшей мере органы конидиального размножения - артроконидии, бластоконидии, имеющие таксономическое значение и играющие значительную роль в эволюции отдельных видов.

У разных видов хламидоспоры могут отличаться по форме, обилию, расположению на мицелии, толщине клеточных стенок, однако таксономического значения они, как правило, не имеют, так как сходны с хламидоспорами, наблюдаемыми у несовершенных, мукоральных и представителей других систематических групп грибов. Хламидоспоры, например, были обнаружены О.К.Миллером /Miller, 1971/ у многих исследованных видов родов Collybia, Pleurotus, Rhodotus, Panellus, Lentinellus и др. Автор показал, что хламидоспоры сходны у разных штаммов одного и того же вида.

Сведения о высших базидиомицетах различных систематических групп /Flammulina, Coriolellus, Armillariella, Pleurotus /, имеющих характерную несовершенную стадию, имеются в немногочисленных работах /McKeen, 1952; Nobles, 1958; Weresub, Gibson, 1960; Nobles, Frew, 1962; Semerdzieva, 1965; Miller, 1971/. У ряда видов родов Flammulina, Armillariella, Pleurotus встречаются артрокондии, образующиеся в результате распада гифы на отдельные многочисленные конидии.

Бластоконидии являются новообразованием на гифе и отделяются от нее базальной перегородкой. У некоторых видов, например из рода Pholiota , имеются четко выраженные конидиеносцы. Характерные конидиеобразования отмечены у Laetiporus sulphureus, Corticium furfuraceum, Fomitopsis annosa, Vararia granulosa и др. /Stalpers, 1978/. Чрезвычайно редкий для базидиомицетов тип конидиального спороношения с образованием коремий был обнаружен М.Семерджиевой /Semerdzieva, l.c. / у Pleurotus dryinus.

В ключе для определения лигнофильных высших Basidiomycetes М.Ноблз /Nobles, 1965/ приводит 15 видов с конидиальными спороношениями. Конидиальные спороношения, как правило, являются хорошим таксономическим признаком. Однако для эволюции всей группы высших базидиальных грибов, характеризующейся чрезвычайным морфологичес-

ким разнообразием и экологической приспособленностью органов полового размножения, конидиальные спороношения сыграли, несомненно, менее значительную роль, чем в эволюции сумчатых грибов.

Ядерное состояние. Оно является важной характеристикой эволюционной продвинутости отдельных таксонов. В основу характеристики ядерного состояния высших базидиомицетов положены пять групп, выделенные Ж.Буаденом /Boidin,1964, 1971/: а/ базидиоспоры одноядерные, клетки первичного мицелия одноядерные, клетки вторичного мицелия двуядерные; б/ базидиоспоры двуядерные, клетки первичного мицелия сначала многоядерные, которые вскоре становятся одноядерными, клетки вторичного мицелия двуядерные; в/ базидиоспоры двуядерные, первичный мицелий многоядерный, вторичный мицелий двуядерный; г/ базидиоспоры одноядерные, клетки первичного мицелия многоядерные, клетки основных гиф вторичного мицелия /обычно наблюдаемых по краю колонии/ многоядерные, остальные двуядерные; д/ базидиоспоры одно- и двуядерные, клетки как первичного, так и вторичного мицелия многоядерные.

Р.Кюнер /Kühner, 1977/ считает, что морфологическое усложнение Basidiomycetes в процессе эволюции коррелирует с числом ядер и общей или частичной потерей пряжек. Ж.Буаден /Boidin, l.c./ предполагает, что примитивные базидиомицеты были двуядерными с пряжками, гетероталличными. Эти признаки имеются сейчас у 25% Aphyllophorales и у части светлоспоровых Agaricales. Многоядерное состояние у Basidiomycetes оценивается Я.Боидиным как эволюционно прогрессивное или даже как "сверхэволюция".

М.А.Бондарцева и А.Н.Шиврина /1975/ высказали предположение, что появление многоядерности может указывать как на эволюцию, так и на возврат к предковым состояниям. Авторы считают, что среди кортициевых грибов имеются и первично примитивные, и регенерировавшие формы в результате псевдоциклической эволюции.

Одной из характерных особенностей Basidiomycetes является специфическая система полового скрещивания. Основываясь на ядерном состоянии и половой дифференциации, Дж.Р.Репер и А.С.Флексер /Raper a.Flexer,1971/ предлагают следующую схему происхождения и эволюции высших базидиомицетов /рис.3/.

На наш взгляд, схема Дж.Р.Репера и А.С.Флексера является несколько односторонней, основанной лишь на признаках ядерности и половой дифференциации, без учета комплекса других признаков.

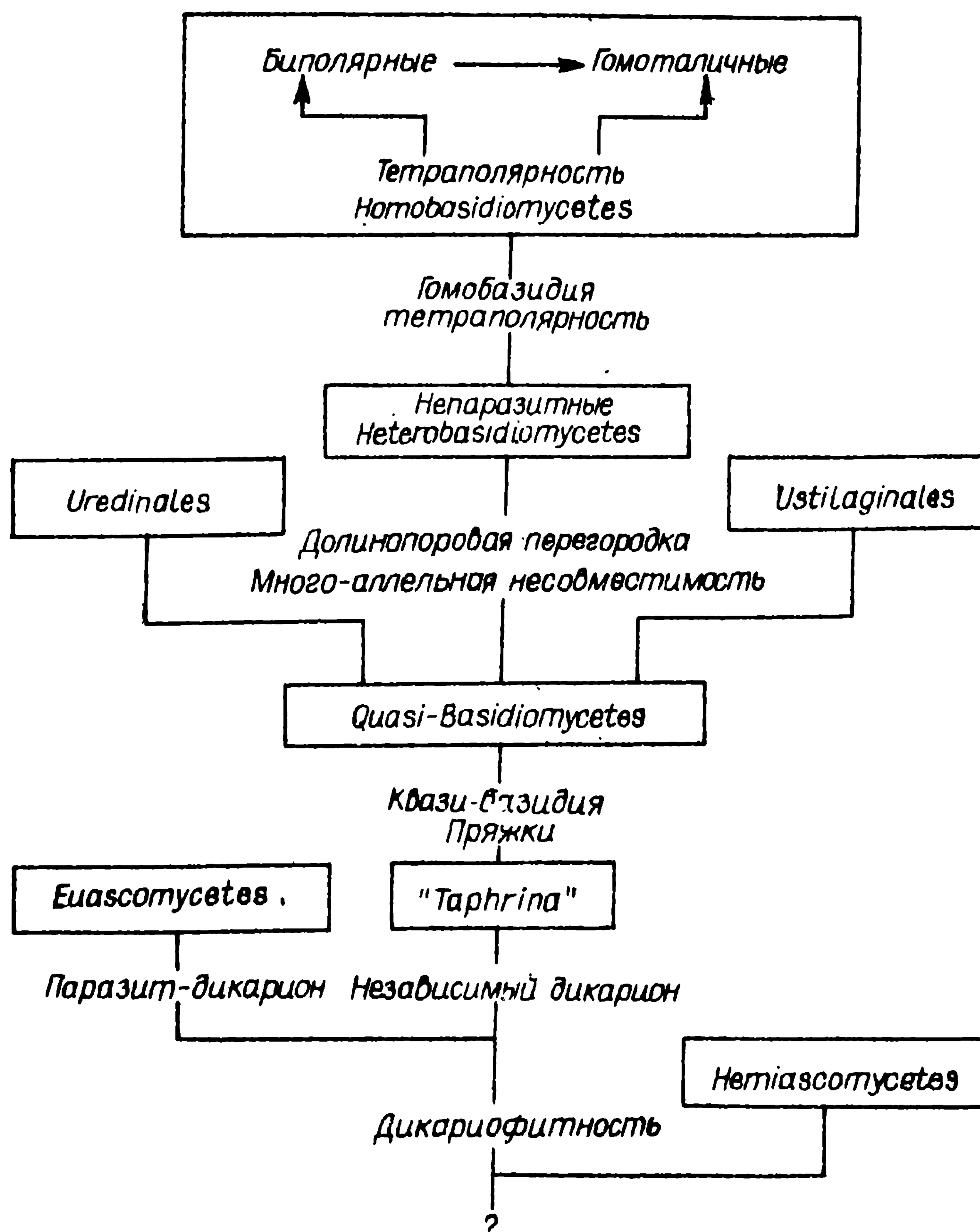


Рис.3. Схема возможных дериваций основных групп высших грибов /Raper a. Flexer, 1971/.

Более информативной является схема эволюции лигнофильных афиллофоральных грибов, предложенная М.Ноблз /Nobles, 1971/, основанная на комплексе культурально-морфологических и эколого-биологических признаков, включающих ядерное состояние, половую дифференциацию, наличие пряжек, ферментные системы. В группу примитивных Н.Ноблз относит базидиомицеты, характеризующиеся отсутствием внеклеточных оксидаз, гифами с пряжками, биполярностью, обитанием на хвойных растениях-хозяевах. К прогрессирующим отнесены виды, характеризующиеся наличием внеклеточных оксидаз, гифами без пряжек,

тетраполярностью, обитанием на широколиственных растениях-хозяевах.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что при филогенетических построениях и критико-систематической обработке таксона любого ранга у высших Basidiomycetes необходимо широко использовать культуральные признаки как несущие ценную дополнительную информацию о вегетативной стадии, изучению которой уделяется недостаточное внимание.

Бондарцев А.С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. - 1106 с.

Бондарцева М.А., Шиврина А.Н. Положение высших базидиальных грибов в системе организмов. - Микология и фитопатология, 1975, 9, вып.5, с.446-450.

Гарибова Л.В., Макеева В.Л. О различных методах и последовательности их применения в систематике /на примере рода Agaricus Fr. /. - Микология и фитопатология, 1974, 8, вып.6, с.533-536.

Гарибова Л.В., Сафрай А.И. Оценка некоторых таксономических признаков видов рода Agaricus. - Микология и фитопатология, 1972, 6, вып.5, с.440-443.

Гарибова Л.В., Шалашова Н.Б. Наличие пряжек на мицелии видов рода Agaricus.- Микология и фитопатология, 1973, 7, вып.3, с.231-232.

Давыдкина Т.А. Культурально-морфологические особенности видов рода Stereum s.lato. - Микология и фитопатология, 1973, 7, вып.2, с.112-116.

Давыдкина Т.А. Стереумовые грибы Советского Союза. - Автореф. дис. ...канд.биол.наук. Л., 1978. - 25 с.

Дудка И.А., Бассер С.П., Солдатова И.М. и др. Культуральнi особливостi штамiв Agaricus bisporus (J.Lge) Imbach. - Укр. ботан. журн. 1978, 35, № 3, с.258-267.

Суворов П.А. Использование культуральных признаков в диагностике и систематике дереворазрушающих грибов. - В кн.: Материалы I конф. по споровым растениям Украины. Киев: Наук. думка, 1971, с.234-236.

Biggs R. Cultural studies in the Thelephoraceae and related fungi. - Mycologia, 1938, 30, p. 64-78.

Boidin J. Valeur des caractéres culturaux et cytologiques pour la taxonomie des Thelephoraceae résupinés et étalés reffechis (Basidiomycetes). - Bull. trimest. Soc. mycol. Fr., 1964, 70, p. 309-315.

Boidin J. Nuclear behaviour in the mycelium and the evolution of Basidiomycetes. - In: Evolution in the Higher Basidiomycetes. An International Symposium, ed. R.Peterson. Knoxville, 1971, p. 129-148.

Brodie H.J. The occurrence and function of oidia in the Hymenomycetes. - Am. J. Bot., 1936, N 23(5), p. 309-327.

Davidson R.W., Campbell W.A. a. Vaughn D.B. Fungi causing decay of living cells in oaks in the Eastern United States and their cultural identification. - Tech. Bull. 785, USDA, Washington,D.C., 1942. - 65 p.

Fries N. Culture studies in the genus Mycena. - Svensk.Bot. Tidskr., 1949. - 43 p.

Galland M.C. Contribution a l'étude du genere Psathyrella. Etude des myceliums en culture pure. Application du test d'interfertilité pour la delimitation des espéches critiques. - These, Lyon, 1973. - 132 p.

McKeen C.G. Studies of Canadian Telephoraceae. IX. A cultural and taxonomic study of three species of Peniophora. - Can. J. Bot. 1952, 30, p. 764-787.

Korf R.P. Japanese Discomycete. Notes I-VIII. - Sci. Rep. Yokohama Nat. Univ., 1958, II, N 7, p. 7-35.

Kühner R. Nuclear behaviour in Homobasidiomycetes. - Trans. Brit. Mycol.Soc., 1977, 68, N 1, p. 1-16.

Lentz P. Analysis of modified Hyphae as a tool taxonomic research in the higher Basidiomycetes. - In: Evolution in the higher Basidiomycetes. An International Symposium, ed. R.Petersen, Knoxville, 1971, p. 99-122.

Martin K.J. a. Gilberson R.L. Cultural and other morphological studies of Sparassis radicata and related species. - Mycologia, 1976, 68, p. 622-639.

Maxwell M.B. Studies on Canadian Thelephoraceae. XI. Conidium production in the Thelephoraceae. - Can. J. Bot., 1954, 32, N 5, p. 259-280.

Miller O.K. The role of light in the fruiting of Panus fragilis. - Canad. J. Bot., 1967, 45, p. 1939-1943.

Miller O.K. A new species of Pleurotus with a coremioid imper fect stage. - Mycologia, 1969, 61, p. 887-893.

Miller O.K.Jr. The relationship of cultural characters to the taxonomy of the Agarics. - In: Evolution in the higher Basidiomyce tes. An International Symposium, ed. R. Peterson, Knoxville, 1971, p. 197-208.

Moore R.F., McAlear I.H. The fine structure of Mycota. 7.Observations on septa of Ascomycetes and Basidiomycetes. - Amer. J. Bot., 1962, 69, N 1, p. 86-91.

Nobles M.K. Studies in forest pathology. VI. Identification (cultures of wood-rotting fungi. - Can. J. Res., Sect. C, 1948, 26, p. 281-431.

Nobles M.K. Studies in wood-inhabiting Hymenomycetes. III.St reum pini and species of Peniophora Sect. Coloratae on conifers i Canada. - Can. J. Bot., 1956, 34, p. 104-130.

Nobles M. Cultural characters as a quide to the taxonomy and phylogeny of the Polyporaceae. - Can. J. Bot., 1958, 36,p.883-926

Nobles M.K. Identification of cultures of wood-inhabiting H menomycetes. - Can. J. Bot., 1965, 43, p. 1097-1139.

Nobles M.K. Cultural characters as a quide to the Taxonomy o Polyporaceae. - In: Evolution in the higher Basidiomycetes. An International Symposium, ed. R.Peterson, Knoxville, 1971, p.169-192

Nobles M.K., Frew B.P. Studies in wood inhabiting Hymenomyce tes. II. Corticium vellereum Ellis and Cragin. - Can. J. Bot.,196 40, p. 987-1016.

Pantidou M. Cultural studies of Boletaceae. Gyrodon merulioi des and four species of Boletinus. - Canad. J. Bot., 1961, 39, p. 1150-1162.

Pantidou M. Cultural studies of Boletaceae. Carpophores of Phlebopus lignicola in culture. - Canad. J. Bot., 1962, 40, p. 1314-1319.

Pantidou M., Watling R. A contribution to the study of the letaceae - Suilloideae.- Notes from the Royal Botanic Garden Edi burg, 1970, 30, N 1, p. 207-237.

Raper J.R., Flexer A.S. Mating systems and evolution of the Basidiomycetes. - In: Evolution in the Higher Basidiomycetes. An International Symposium, ed. R. Peterson, Knoxville, 1971, p. 149-163.
Semerdzieva M. Pestovani a morfologicka pozorovani nekterych hub celedi Agaricaceae in vitro. - Ceska Mykologie, 1965, 19, N 4, p. 230-239.
Semerdzieva M. Morphological observation on some Pleurotus mycelium. - Sydowia, 1966, 19, p. 250-258.
Semerdzieva M., Cejp K. Investigation of mycelial growth in some gill fungi under laboratory conditions.- Folia Microbiologica, 1966, N 11, p. 146-154.
Siepmann R., Zycha H. Artdiagnose einiger holzzerstörender Hymenomyceten an Hand von Reinkulturen. - Nova Hedwigia, 1968, N 5, S. 559-570.
Singer R. The Agaricales in modern taxonomy. - Weinheim, Cramer Verlag, 1962. - 900 p.
Singer R. The Agaricales in modern taxonomy. - Vaduz, Cramer Verlag, 1975. - 912 p.
Smith A.H. The hyphal structure of the basidiocarp. - In: G.C.Ainsworth and A.S.Sussman. The Fungi. - Acad.Press, 1966, 2, N 4, p. 151-177.
Stalpers J.A. Identification of wood-inhabiting fungi in pure culture. - Studies in Mycology, 1978, N 16, p. 248.
Taylor J.B. Biochemical tests for identification of mycelial cultures of Basidiomycetes. - Ann. Appl.Biol., 1974, 78,p.113-123.
Weresub L.K., Gibson S. "Stereum pini" in North America. - Can. J. Bot., 1960, 38, p. 833-867.
Westbuizen G.G.A. van der. Cultural characters and carpophore construction of some poroid Hymenomycetes. - Bothalia, 1971, N 10, p. 137-328.

Н.В.Кондратьева, Н.П.Масюк
Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев;
Киевский госуниверситет

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ МОРФОЛОГИИ ВОДОРОСЛЕЙ

Морфологию растений нередко рассматривают как науку о форме и строении их макроскопических структур. Такое узкое понимание этой отрасли знаний с позиций альгологии неприемлемо, а поэтому мы вслед за другими исследователями трактуем ее шире - как науку, относящуюся ко всем уровням организации, в том числе субклеточному, клеточному, организменному и популяционному.

Морфология растений в наши дни представляет собой "единую иерархическую систему" ветвей, которые "не могут быть строго отграничены друг от друга" и вместе с тем "находятся в отношении взаимной дополнительности" /Тахтаджян, 1964, с.7/. Вычленение вет-

вей морфологии происходит на разных основаниях: с позиций уровневого подхода /например, морфология популяций/; представлений об общем и частном /общая и частная морфология/, с точки зрения структуры и функции /структурная и функциональная морфология/; в зависимости от воздействия внешних факторов /экологическая морфология/; отношения к историческому подходу /эволюционная морфология/; применяемых методов исследования /сравнительная, описательная, экспериментальная морфология/ или даже одновременно с позиций двух-нескольких подходов /например, функциональная морфология клетки/. В последнее время особое значение придают теоретическому осмысливанию результатов исследования, в связи с чем говорят о необходимости создания теоретической морфологии.

Морфологические исследования водорослей были начаты еще задолго до того, как была осознана их природа. Результаты включены в многочисленные сводки, определители, флоры, учебники по альгологии и др. Однако в отличие от того, что известно для высших растений, разработке морфологии водорослей как особой дисциплины со своим предметом и задачами достаточного внимания не уделялось, вычленения упомянутых выше разделов-ветвей еще не произошло. В связи с этим одной из наиболее актуальных задач морфологии водорослей мы считаем обобщение и теоретическое осмысливание накопленных в ней данных и создание такой сводки по морфологии водорослей в целом /ср. Голлербах, Окснер, 1973/, которая включала бы не только фактический материал по морфологии представителей конкретных таксонов, но унифицировала бы терминологию и давала бы общую оценку состояния работ по всем известным направлениям морфологических исследований рассматриваемых организмов. В настоящей работе приведены результаты предварительного анализа современного состояния морфологии водорослей и на этом основании намечены ее очередные задачи.

Основной объем морфологических исследований в альгологии выполнен в связи с необходимостью издания пособий для определения систематического положения водорослей*, что не могло не повлиять на характер проведенных работ и используемую до сих пор методику. В связи с тем что упомянутые выше сводки базируются на результа-

---

* Морфологический критерий до сих пор является основным при установлении видов и большинства надвидовых таксонов водорослей, за исключением отделов, а иногда и классов.

тах изучения альгологического материала, собранного в природе,до недавнего времени изучение морфологии водорослей в культуре проводилось не достаточно широко. Выводы в основном базировались на результатах качественного анализа. Особое внимание уделялось сравнительно-морфологическим исследованиям, основанным на данных описательного метода. В последние десятилетия наряду с продолжением упомянутых выше работ при изучении морфологии водорослей всё шире применяются экспериментальные и количественные методы. Назрела необходимость издания учебных пособий, касающихся методики постановки и анализа результатов морфологических исследований, проводимых как в природе, так и в условиях лаборатории. Большое внимание при этом должно быть уделено подбору математических методов,в том числе основанных на многомерном анализе, а также планомерному учету уровня не только организации, но и исследования испытуемых объектов /ср. "Внутривидовая морфологическая изменчивость синезеленых водорослей", 1980/.

Необходимость определения систематического положения водорослей /в процессе флористических, гидробиологических и других исследований/ по отдельным их особям обусловила проведение морфологических работ прежде всего на организменном уровне. Вместе с тем /вероятно, в связи с нередким отсутствием у отдельных экземпляров признаков, достаточных для их идентификации, и частым наличием в пробах множества особей из одной популяции/ исследователи микроскопических водорослей интуитивно уже издавна используют при проведении морфологических работ популяционный подход. Однако осознанное использование методов популяционной морфологии при изучении водорослей еще только начинается и требует интенсификации.

Изучение морфологических особенностей водорослей на субклеточном уровне в связи с микроскопическими размерами большинства их представителей началось со времен открытия светового микроскопа. Результаты проведенных исследований обобщены во многих работах /Manton, 1966; Falk, 1970; Dodge, 1970, 1973, 1974; Седова, 1970, 1973, 1977а,б, 1978; Picket-Heaps, 1975; Hori, Ueda, 1975; Stewart, Mattox, 1975 и др./. По мнению Т.В.Седовой /1977а, с.5/, "подавляющее большинство цитологических статей посвящено выяснению особенностей клеточного строения водорослей различной систематической принадлежности. Лишь незначительное число работ касается строения и функции клеточных органелл". Большое внимание альгологи уделяют /наряду с традиционными исследованиями на уровне световой микроскопии/

применению методов электронной микроскопии. Считают, например,что использование сканирующего электронного микроскопа "позволяет выяснить новые морфологические детали в строении клеточных покровов у диатомовых, пиррофитовых, эвгленовых, десмидиевых, хлорококковых водорослей" /Седова, 1978, с.335/. Большой интерес представляют данные о тонкой структуре хлоропластов водорослей, в значительной степени коррелирующей с составом их фотосинтетических пигментов. Эти сведения могут быть использованы в качестве дополнительного систематического критерия при разграничении водорослей на уровне высших таксонов-отделов и классов /Dodge, 1974; Седова, 1977а/. Ценную информацию принесло также изучение тонкой структуры ядра, локомоторного аппарата /включая строение и расположение жгутиковых корешков/, стигм, пиреноидов, "глоточного аппарта", вакуолярной системы, особенностей митоза, цитокеноза и др.

Новая информация о тонкой структуре водорослевой клетки не всегда укладывается в "прокрустово ложе" существующих систем водорослей. Однако пересмотр этих систем на базе новых электронно-микроскопических данных является пока преждевременным /ср.Седова, 1977а, с.123/ из-за недостаточного объема и неравноценности накопленных сведений, а также в связи с отсутствием или малым числом данных о коррелятивных связях морфологических признаков субклеточных структур с другими /например, функциональными/.

Цитологическому изучению водорослей и в том числе исследованию морфологии субклеточных структур принадлежит важная роль не только в развитии наших знаний о систематике и эволюции /см.ниже/ водорослей, но и в познании явлений, интересных в общебиологическом отношении, например с точки зрения выяснения происхождения клетки эукариот. Вместе с тем общие темпы развития работ по изучению субклеточного строения этих организмов все еще отстают от свойственных цитологии в целом /ср.Седова, 1977а/. Необходима их интенсификация.

Существенное значение имеет также развитие анатомических исследований макроскопических /прежде всего бурых и красных/ водорослей, что может дать ценные сведения для разработки их систематики и познания вероятных путей эволюции многоклеточного слоевища водорослей.

Исследование морфологии живых систем /в том числе водорослей/ на всех уровнях их организации возможно проводить в статическом /пространственном/ и динамическом /временном/ аспектах. Сравнитель-

но-морфологическое исследование водорослей в статическом аспекте привело к возникновению в альгологии учения об основных ступенях /уровнях/ морфологической дифференциации тела водорослей и открытию явления параллелизма /см. статью Н.П.Масюк в этом же сборнике/. После работ А.Пашера /Pascher, 1914, 1917, 1931/ и Ф.Фрича /Fritsch, 1935/ это учение как крупное теоретическое обобщение морфологии водорослей получило широкое признание и было положено в основу классификации большинства отделов водорослей. Характеристика упомянутых ступеней /или, как их еще называют, основных форм строения тела, типов структур и др./ приводится во всех современных учебниках и других сводках по водорослям /Курсанов, Комарницкий, 1945; Голлербах, Полянский, 1951; Топачевский, 1962; Fott, 1971; Starmach, 1963; Голлербах, 1977; Ettl, 1978 и др./. Однако в связи с накоплением нового фактического материала и изменением представлений о некоторых типах структуры /например, пальмеллоидной, тканевой/ это учение нуждается в уточнении.

Динамический аспект в морфологии водорослей нашел свое выражение в изучении онтоморфогенеза водорослей, характера их жизненных и вегетационных циклов, а также в исследовании тех морфологических изменений, которые происходят под влиянием экологических факторов /см. ниже данные об экологической морфологии/. Многие работы, относящиеся к этому направлению, выполнены в XIX и первой половине XX в. В последние десятилетия выяснено много нового относительно циклов развития зеленых, красных и бурых водорослей, вынуждающего к пересмотру вопроса об их эволюции. Уточнены, например, жизненные циклы некоторых Bryopsidales /Ziegler, Kingsbury, 1964; Rietema, 1969, 1970; Kermarrec, 1972; Diaz-Piferrer, 1974; Wutz, Zetsche, 1976/, обнаружена Codiolum - стадия у многих Ulotrichales /Kornmann, 1961, 1962, 1963, 1965, 1973/; Conchocelis- стадия у представителей Bangiales /Wasaki, Sasaki, 1972; Bird, 1973; Sommerfeld, Nichols, 1973; Cole, Conwey, 1975/, тетраспорофиты у видов Nemalionales /Umezaki, 1972/, возникли новые представления о своеобразии цикла развития бурых водорослей /Carom, 1972; Müller, 1972а,б, 1976; Nakamura, Tatewaki, 1975; Петров, 1977,б и др./. Наряду с многочисленными статьями, посвященными исследованию отдельных видов водорослей, появились обзорные и теоретические работы /Голлербах, 1951; Полянский, 1958; Feldmann, 1972; Hook et al., 1972; Magne, 1972; Nakamura, 1972; Петров, 1974,а, 1977,а; Chicha-

га, 1975 и др./, а также сводки, обобщающие сведения об онтоморфогенезе конкретных таксонов /Кондратьева, 1975/.

Знания о морфологических особенностях индивидуального развития водорослей используются при решении вопросов их систематики. Показана необходимость учета в диагнозах таксонов морфологических свойств, устанавливаемых на всех (в том числе ранних) этапах развития водорослей /Cebioch, 1970; Горбунова, 1974; Кондратьева, Киселова, Шаптала, 1977, и др./. Большое значение придают строению репродуктивных клеток и органов размножения, а также особенностям жизненных циклов в целом. Обсуждены данные, свидетельствующие об эмбриональном развитии водорослей /в том числе одноклеточных//Топачевский, 1962/. Показана возможность использования данных об особенностях онтоморфогенеза водорослей при выяснении вероятных путей их эволюции /Топачевский, 1962; Кондратьева, 1975 и др./.

Исследования морфологических особенностей развития водорослей проводится глε ным образом на организменном уровне. Значительно меньше данных получено на клеточном и субклеточном уровнях. Морфологические особенности клеточных циклов эукариотических водорослей изучены недостаточно, а клеточные циклы Cyanophyta еще не исследованы. Мало данных пока имеется также относительно морфологических особенностей развития популяций водорослей. Появились сведения о динамике структуры лабораторных популяций отдельных видов, выполненные с учетом их морфологических признаков /Августинович, 1964; Пушева, 1970; Масюк и др., 1978 и др./. Однако специальные количественные методы исследования морфологии естественных популяций /как обособленных целых/ в альгологии почти не применяются. Между тем исследование динамики качества популяций водорослей /в том числе по морфологическим признакам/ имеет, по-видимому, не меньшее значение, чем широко распространенное /в практике гидробиологических исследований/ изучение динамики их численности /Кондратьева, 1972/.

Многие из работ по водорослям, выполненные в динамическом аспекте, относятся фактически к тому направлению морфологии живых существ, которое именуется функциональной морфологией или морфофизиологией /Куперман, 1968/. Это направление, как известно, связано с изучением закономерностей морфогенеза, познанием причин и механизмов, лежащих в основе конкретных морфологических изменений, а также с определением функционального значения конкретных морфологических структур. Существенное значение при проведении таких исследова-

ний имеет установление корреляционных связей между формой и функцией.

В области исследования морфологических особенностей развития водорослей пока преобладает описательный подход, тогда как исследования причин и механизмов морфологических закономерностей все еще находится на начальном этапе. Необходимость специального исследования корреляции морфологических и физиолого-биохимических признаков нередко недооценивается. Вместе с тем подобные исследования важны не только для оценки таксономической значимости отдельных морфологических признаков /Масюк, 1973, 1977 и др./, но и с точки зрения поиска морфологических признаков-индикаторов конкретного физиолого-биохимического состояния индивидов и популяций водорослей /Кондратьева, Сиренко, 1969; и др./, что представляет интерес уже с позиций прикладной альгологии. Не исключено, что при правильной организации работ в ряде случаев удастся разработать методы быстрого микроскопического контроля /по морфологическим признакам/ за состоянием популяций микроскопических водорослей в водоемах и культуре /ср.Августинович, 1964; Кондратьева, 1972/.

Большое внимание в биологии уделяется изучению зависимости становления формы от внутренних и внешних факторов. Исследования, направленные на выяснение общих закономерностей реализации генотипа в процессе развития морфологических особенностей фенотипа водорослей, относятся скорее к области генетики, чем морфологии. Однако если бы у водорослей было бы достоверно выделены морфологические фены*, то исследование их распространения могло бы стать непосредственной задачей морфолога-популяциониста. Предметом исследования альгологов-морфологов уже являются морфологические /в том числе аномальные/ видоизменения водорослей, по-видимому,связанные с изменением генотипа /Горбунова, Коптяева, 1977; Кондратьева, Кислова, 1979; Паламар-Мордвинцева, 1980 и др./.

Необходимость учета влияния внешних факторов при изучении морфологии водорослей осознана давно. За синтез морфологического и экспериментального /физиологического/ методов с экологией в одно неразрывное целое, в котором на равных началах сочетались бы "...комбинации морфологических и физиологических признаков в за-

---

* О фенах см. А.С.Серебровский /1970/; Н.В.Тимофеев-Ресовский, А.В.Яблоков /1973/; Н.В.Тимофеев-Ресовский, Н.Н.Воронцов, А.В.Яблоков /1977/ и др.

висимости от экологических условий данного местообитания", ратовал в свое время известный альголог А.А.Еленкин /1936, с.471/. Уже проведено множество исследований, которые с полным правом можно было бы отнести к области экологической морфологии растений. Большинство из них касается воздействия отдельных факторов на проявление морфологических признаков в условиях лаборатории и природы /Jaag, 1945; Горбунова, 1963; Андреева, Седова, 1965; Claus, 1965; Golubic, Schwabe, 1965; Паламар-Мордвинцева, Петенко, 1966; Trainor, 1966; Андреева, 1967, 1970а,б; Асаул, 1967; Владимирова и др., 1968; Воденичаров, 1968а,б; Komarek, 1969; Дукова, Воденичаров, 1970; Lewin, 1971; Ruzicka, 1971; Trainor et al., 1971; Зыонг-Дык-Тьен, 1970; Лукницкая, 1972; Chapman, 1973; Кондратьева, 1974, 1975; Coksey K.E., Cooksey B., 1974; Hindak, 1974; Генкель, Левина, 1975; Stam, Holleman, 1975; Kaline, Pancocharova, 1977 и др./.

Результаты проведенных работ дают представление о направленности морфологических изменений в пределах конкретных таксонов под воздействием тех или иных факторов, а также о путях возникновения у водорослей адаптаций. Данные, полученные на разных объектах многими авторами, нуждаются в глубоком сравнительном анализе и обобщении, поскольку они имеют значение не только для экологической морфологии водорослей, но и для познания процессов микроэволюции, а также для решения общих проблем экологии /включая проблему охраны среды/.

С целью получения фенотипической /и в том числе экологоморфологической/ изменчивости водорослей, выросших в природе и лаборатории, все чаще применяют статистические методы. На повестку дня выдвинут вопрос о необходимости специального исследования разнообразия как явления. С этой целью предприняты попытки установления уровней разнообразия размерных признаков разных таксонов водорослей по значениям коэффициента вариации /Кондратьева, 1969, 1972, 1974, 1975, 1978; Масюк, 1973; Радченко, 1978; Внутривидовая морфологическая изменчивость синезеленых водорослей, 1980 и др./.

Однако результаты подобных исследований чаще всего касаются внутрипопуляционного разнообразия водорослей, тогда как работы в области изучения экологоморфологической и географоморфологической изменчивости популяций /как целых/ еще только начинаются, хотя необходимость таких исследований осознана уже давно /см., например, Воронихин, 1946, 1950, 1951,а,б/, а достоверность различия

между популяциями одного рода по отдельным морфологическим признакам в ряде случаев подтверждена статистически /Кондратьева, 1972; Масюк, 1973; Скабичевский, 1973; Приходькова, 1975 и др./. Развитию исследования эколого-географической изменчивости естественных популяций будет содействовать широкое внедрение разработанного на животных объектах метода морфофизиологических индикаторов /с.Кондратьева, 1975/, сущность которого заключается в том, что "на основании изменчивости отдельных морфологических или физиологических признаков создается суждение о биологическом своеобразии обследуемых популяций" /Шварц и др., 1968, с.5/.

Недавно поставлен вопрос о жизненных формах водорослей /Макарова, 1974; Петров, 1974б; Штина, Голлербах, 1976/. Его решению будет содействовать изучение разнообразия морфологических состояний /status / индивидов водорослей и количественное исследование корреляции их свойств с конкретными экологическими факторами*.

Историческому /эволюционному/ подходу в морфологии водорослей уделяется довольно много внимания**. На основании результатов сравнительно-морфологического исследования, а также знаний об онтоморфогенезе представителей разных таксонов, обсуждаемых с использованием данных об их экологии, предложены так называемые ряды морфологического прогресса водорослей, используемые в процессе логического построения филогенетических схем, отражающих вероятные пути развития в истории конкретных групп водорослей. К числу таких рядов морфологического прогресса относятся, например, ряды, иллюстрирующие переход от форм одноклеточных к многоклеточным, от гомоцитных к гетероцитным, от симметричных к асимметричным, от нитчатых неразветвленных к разветвленным, от нитчатых к пластинчатым и т.д./Böcher,1951; Zimmermann, 1959; Кондратьева, 1975 и др./. Конечно, логическое построение так называемых рядов морфологического прогресса, т.е. рядов, состоящих из форм, все усложняющихся по какому-ни-

* Выделение жизненных форм, как известно, предполагает наличие достаточных знаний о том, что данная морфологическая структура является отражением известных условий окружающей среды. При отсутствии таких знаний полезнее пользоваться более нейтральным термином -"морфологическое состояние"/status ср.Кондратьева,1975/.

** При эволюционно-морфологических исследованиях водорослей применяются в общем те же приемы, что и в эволюционной морфологии высших растений. С другой стороны, результаты эволюционно-морфологических исследований водорослей нередко имеют общебиологическое значение, например с точки зрения познания строения первичных растений. Общеизвестна дискуссия о первичности /или вторичности/монадной и пальмеллоидной форм строения тела водорослей /Pascher,1914, 1931; Топачевский, 1952, 1962; Матвиенко, 1960 и др./.

будь признаку, еще не означает построения рядов эволюционных /Bücher, 1951/. В противоположность морфологическим эволюционные ряды могут быть представлены не только морфологически все усложняющимися, но и упрощающимися формами /там же/. "Генетическая связь между таксонами, иллюстрирующими ту или иную конкретную форму строения тела, совсем не обязательна. Однако изучение рядов морфологического прогресса все же содействует познанию рядов эволюционных" /Кондратьева, 1975, с.225/. Сведения о них нельзя не учитывать,тем более, что данные палеонтологического метода при изучении эволюции водорослей крайне ограничены.

Эффективным в процессе филогенетических построений оказывается также сопоставление особенностей онтоморфогенеза конкретных таксонов, а иногда использование /наряду с другими данными/ сведений о рекапитуляции /Crow,1924, 1928; Топачевский, 1962; Кондратьева, 1975 и др./. На повестку дня выдвинута проблема эволюции жизненных циклов водорослей /Перестенко, 1972; Петров, 1974,а; Виноградова, 1976 и др./.Ее решение внесет неоценимый вклад в эволюционную морфологию растений в целом. В последнее время /в результате совершенствования техники микроскопических исследований и накопления новых данных при обсуждении родственных связей и путей эволюции водорослей все большее значение приобретают сведения об особенностях тонкой структуры водорослей. Высказано мнение о возможности использования при решении проблем эволюции водорослей данных об особенностях индивидуального развития субклеточных структур /Седова, 1970; Kalina, Puncocharova, 1977 и др./.

Результаты морфолого-эволюционного изучения водорослей вносят ценный вклад в решение проблем эволюции и филогенеза водорослей,но они должны рассматриваться совместно с результатами других исследований. Примером удачного синтеза всех имеющихся знаний /морфологических, биохимических и др./ при обсуждении вопросов филогении низших растений /и в том числе водорослей/ может служить монография Д.К.Зерова /1972/.

Основной целью морфолого-эволюционного исследования водорослей до сих пор было обоснование конкретных филогенетических построений. Решению специфических задач эволюционного учения /таких как проблема темпов и форм эволюционного развития и др./ внимания не уделялось. Кроме того, знания, полученные при проведении морфолого-эволюционных исследований водорослей, были направлены на выяснение путей их развития на макроэволюционном уровне, тогда как микро-

эволюционные исследования /на внутривидовом уровне/ только начинаются. Вместе с тем среди водорослей можно найти весьма удобные объекты для исследования вопроса о морфологической трансформации популяций как лабораторных, так и обитающих в водоемах, например виды рода Dunaliella Teod. /Масюк, 1973; Масюк и др., 1978/, массовые формы планктонных водорослей в реках, подвергаемых зарегулированию, и др. Успех работ в этой области в значительной мере будет зависеть от уровня изученности внутривидового морфологического разнообразия водорослей и степени разработанности методических подходов к таким исследованиям /ср.Кондратьева, 1975, с.175/. Существенное значение будет иметь также создание общей классификации внутривидового морфологического разнообразия водорослей. Первая попытка построения такой классификации осуществлена в недавнее время одним из авторов наст ящей работы на примере синезеленых водорослей /Кондратьева, 1976, 1980/.

Результаты работ, проведенных в области изучения морфологии водорослей, представляют интерес и с точки зрения разработки общетеоретических проблем морфологии живых существ. Исследованию теоретических вопросов в морфологии придают большое значение. Появился даже особый термин "теоретическая морфология" /см., например, Кордюм, 1978; Чистякова, Лодкина, 1978/, возникший, вероятно, по аналогии с термином "теоретическая биология", предмет, задачи и даже сама правомерность существования которой как особой дисциплины до сих пор дискуссируются. По мнению Р.Сатлера /вводное выступление при открытии симпозиума "Теоретическая морфология растений" секции "Структурная ботаника" XII Международного ботанического конгресса 10 июля 1975 г., Ленинград/, теоретическая морфология /в отличие от практической/ занята построением моделей, анализом существующих связей, выдвижением концепций, разработкой языков и т.д.При этом она выступает в роли синтетической науки и содействует прогрессу в тех случаях, когда дальнейшее накопление фактов не может решить проблему. Теоретическая морфология в таком понимании вряд ли уже обособилась. Можно говорить только о стремлении к построению общих теорий на базе аксиоматического подхода и символического обозначения понятий. При проведении подобных работ существенное значение приобретает использование методов математики и математической логики. Среди альгологов такие работы распространения еще не получили. Упомянутые подходы нередко далеки от запросов практики морфологических исследований, но в общем заслуживают развития. Более акту-

альна, однако, с точки зрения морфологии водорослей разработка методологических основ, принципов морфологических исследований в свете диалектического материализма с позиций системного и исторического подходов, а также пересмотр и уточнение понятийно-терминологического аппарата морфологии, в том числе относящегося к водорослям.

Таким образом, на основании имеющихся в нашем распоряжении данных можно заключить, что современная морфология водорослей находится /по терминологии К.М.Сытника, 1976, с.8/ на "логико-аналитическом" этапе своего развития, который характеризуется качественным анализом объектов исследования и стремлением к созданию гипотез и теорий, объясняющих явления. Вместе с тем в ней продолжаются /и, вероятно, всегда будут продолжаться/ описательные исследования и наблюдается тенденция к воссоединению качественных методов с количественными с целью установления закономерностей и причин развития. Дальнейшие исследования в области морфологии водорослей должны проводиться на всех уровнях организации этих объектов, фактически по всем /или почти по всем/ направлениям, свойственным морфологии растений. В первую очередь необходимо:

1. В свете диалектического материализма с позиций системного и исторического подхода обобщить и теоретически осмыслить результаты исследований в области морфологии водорослей в целом, и на этой основе создать монографическую сводку, освещающую общее состояние работ и очередные задачи в рассматриваемой отрасли знаний.

2. Пересмотреть, уточнить и унифицировать понятийно-терминологический аппарат, используемый в морфологии водорослей; выработать основные методологические принципы морфологических исследований; издать методические пособия для проведения полевых и лабораторных работ по морфологии водорослей.

3. Наряду с продолжением исследований малоизученных групп водорослей традиционными методами всемерно способствовать дальнейшему внедрению в морфологию водорослей новейших методов микроскопии /в том числе сканирующей электронной микроскопии/, автоматизации морфометрических исследований, все более широкому использованию экспериментальных подходов и современных методов математического планирования исследований и анализа получаемых результатов.

4. Развивать исследование внутривидовой морфологической изменчивости водорослей как и в динамическом /изменение/, так и в статистическом /разнообразие/ аспектах. Создать общую классификацию мор-

фологического разнообразия водорослей с учетом всех уровней организации этих организмов.

5. Интенсифицировать работы в области развития функциональной морфологии /морфофизиологии/ водорослей. Наряду с феноменологическим изучением закономерностей онтоморфогенеза отдельных групп водорослей развивать исследования, направленные на выяснение причин и механизмов конкретных морфологических изменений, выяснение функций морфологических структур, изучение корреляционных связей между формой и функцией.

6. Развивать эколого-морфологические/и эколого-морфофизиологические/ исследования водорослей и работы в области экологической морфологии популяций с применением методов морфофизиологических индикаторов. Разработать пути развития морфолого-географических исследований, а также изучение жизненных форм водорослей.

7. Расширить исследования, направленные на выяснение путей морфологического прогресса отдельных морфологических структур водорослей и эволюции их жизненных циклов в целом.

8. Использовать результаты морфологического исследования водорослей для изучения путей эволюции водорослей не только на надвидовом, но и на внутривидовом уровне, и с этой целью стимулировать становление популяционной морфологии водорослей.

9. Шире использовать водоросли как модельные объекты для решения общетеоретических проблем биологии, в частности вопросов, связанных с изучением трансформации популяций.

Для решения намеченных задач следует организовать подготовку кадров альгологов-морфологов на необходимом теоретическом и методическом уровне на базе современного оснащения ботанических кафедр университетов и тесного содружества вузовских и академических учреждений.

Августинович В.П. Контроль за состоянием культуры микроводорослей по дисперсии размеров клеток. - В кн.: Управляемое культивирование микроводорослей. М.: Наука, 1964, с.145-148.

Андреева В.М. Об изменчивости систематических признаков зеленых одноклеточных водорослей в условиях культуры. II. Зависимость размеров клеток Chlorella vulgaris от типа питания. - Ботан.журн., 1967, 52, № 7, с.960-966.

Андреева В.М. То же. III. Концентрация среды и размер клеток некоторых видов рода Chlorella Beijer. - Ботан.журн., 1970а, 55, №11, с.1619-1629.

Андреева В.М. Род Chlorella, морфология, систематика, принципы классификации. - Автореф. дис. ...канд.биол.наук. - Л., 1970а.- 19 с.

Андреева В.М., Седова Т.В. Об изменчивости систематических признаков зеленых одноклеточных водорослей в условиях культуры. I. Исчезновение пиреноида. - Ботан. журн., 1965, 50, № 7, с.954-961.

Асаул З.I. Про морфологічні зміни Euglena gracilis Klebs в культурі. - Укр. ботан. журн., 1967, 24, № 4, с.17-21.

Виноградова К.Л. Об эволюции циклов развития зеленых водорослей /Chlorophyta /. - В кн.: Материалы 5-го Моск. совещ. по филогении растений. - М.: Наука, 1976, с.26-28.

Владимирова М.Г., Клячко-Гурвич Г.Л., Курносова Т.А., Жукова Т.С. Сравнительная характеристика роста и направленности биосинтеза различных штаммов хлореллы в условиях азотного голодания. I. Изучение роста и продуктивности. - Физиология растений, 1968, 15, № 6, с.993-1001.

Внутривидовая морфологическая изменчивость синезеленых водорослей. - Киев: Наук. думка, 1980. - 284 с.

Воденичаров Д.Г. Зависимост на размерите на клетките при род Ankistrodesmus Corda от възраста на културата и характера на хранителната среда. - Науч. тр. Висш. пед. ин-т, 1968а, 6, № II,с.153-164.

Воденичаров Д.Г. Зависимост на извиването на клетките при род Ankistrodesmus Corda от възраста на културата и характера на хранителната среда. - Науч. тр. Висш. пед. ин-т, 1968б, 6, № 2, с.113-119.

Воронихин Н.Н. О полиморфизме Spirulina platensis (Nordst.) Geitl. в связи с вопросом о виде у синезеленых водорослей. - Сов. ботаника, 1946, 14, № 4, с.239-246.

Воронихин Н.Н. Принципы флористических исследований в области альгологии водоемов континента. - Пробл. ботаники, 1950, вып.I, с.184-208.

Воронихин Н.Н. О некоторых водорослях Боровского заповедника в связи с вопросом о виде у синезеленых водорослей континентальных водоевом. - Тр. Всесоюз.гидробиолог.о-ва, 1951а, № 3, с.217-220.

Воронихин Н.Н. Предисловие руководителя работами по флоре водорослей континентальных водоемов европейского севера СССР. - В кн.: Споровые растения. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1956, Тр.Ботан. ин-та им. В.Л.Комарова АН СССР, с.9-12.

Генкель П.А., Левина В.В. Защитные реакции некоторых водорослей на действие неблагоприятных условий окружающей среды. - Журн. общ. биологии, 1975, 36, № I, с.82-89.

Голлербах М.М. О некоторых принципиальных вопросах о понимании циклов развития у водорослей. - В кн.: Вопросы чередования поколений у растений: Тез. докл. делегат. совещ. Всесоюз.ботан.о-ва /28 янв. - I февр. 1951 г./. М.: Изд-во АН СССР, 1951, ч.4,с.20-26.

Голлербах М.М. Основные типы морфологической структуры тела водорослей. - В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1974, т. 3, с.32-37.

Голлербах М.М., Окснер А.Н. Актуальные проблемы изучения низших растений. - В кн.: 5-го делегат.съезда Всесоюз.ботан.о-ва. Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1973, с.290-292.

Голлербах М.М., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. - М.: Совет.наука, 1951. - 200 с.

Горбунова Н.П. Влияние факторов внешней среды на размножение в культуре Amorphonostoc punctiforme (Kütz.) Elenk. - Бюлл.Моск. о-ва испытат. природы. Отд.биологии, 1963, 68, № 6, с.88-102.

Горбунова Н.П. О таксономических критериях гормогониевых водорослей. - В кн.: Проблемы филогении низших растений. М.: Наука, 1974, с.19-30.
Горбунова Н.П., Коптяева Т.Ф. Об аномальных формах в культурах некоторых конъюгат. - Вестн. Моск. ун-та. Сер.биолог., 1977, № 3, с.74-79.
Дукова П.И., Воденичаров Д.Г. Зависимост между формата и размерите на клетките при видове от род Chlorella Beijerink и азотния източник в хранителната среда. - Науч. тр. Высш.пед. ин-т,1970, 8, № 2, с.183-190.
Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. - Киев: Наук. думка, 1972. - 316 с.
Зыонг-Дык-Тьен. Влияние азотного питания на морфогенез некоторых гормогониевых водорослей. - Автореф. дис. ...канд.биол.наук.- М., 1970. - 29 с.
Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. - 682 с.
Кондратьєва Н.В. До питання про морфологічну мінливість синьо-зелених водорослей. - В кн.: Матеріали IУ з'їзду Українського ботан. т-ва. К.: Наук. думка, 1969, с.165-167.
Кондратьева Н.В. Морфология и систематика гормогониевых водорослей,вызывающих "цветение" воды в Днепре. - Киев: Наук. думка, 1972. - 150 с.
Кондратьєва Н.В. Сучасний стан питання про внутрішньовидову мінливість лінійних розмірів синьо-зелених водоростей. - Укр.ботан. журн., 1974, 31, № 5, с.545-554.
Кондратьева Н.В. Морфогенез и основные пути эволюции гормогониевых водорослей. /Отдел Cyanophyta, класс Hormogoniophyceae / - Киев: Наук. думка, 1975. - 302 с.
Кондратьева Н.В. О принципах классификации внутривидовой изменчивости синезеленых водорослей. - В кн.: Матер. 5-го Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука, 1976, с.74.
Кондратьева Н.В. Сравнительное исследование уровней внутривидового разнообразия значений морфологических признаков синезеленых водорослей /Cyanophyta /. - В кн.: УI делегат. съезд Всесоюз.ботан. о-ва: Тез. докл. Л.: Наука, 1978, с.324-325.
Кондратьєва Н.В., Кислова О.А. Про вплив -опромінювання /^{60}Co / на морфологічні особливості Oscillatoria agardii Gom. /Cyanophyta /. - Укр.ботан.журн., 1979, 35, № 6, с.551-556.
Кондратьєва Н.В., Кислова О.А., Шаптала В.П. Вікова мінливість Nostoc linckia (Roth.) Born. et Flah. in sensu Elenk. f. muscorum (Ag.) Elenk. (Cyanophyta). в умовах культури. I. Ширина вегетативних клітин. - Укр.ботан.журн., 1977, 34, № 2, с.127-133.
Кондратьева Н.В., Сиренко Л.А. Роль морфофизиологических исследований в общем комплексе работ по биосинтезу у синезеленых водорослей. - В кн.: Управляемый биосинтез и биофизика популяций. /П Всесоюз. совещ. 26.06-7.07.1969 г./. Красноярск, 1969,с.10-11.
Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. - М.: Высш.школа,1968.- 222 с.
Кордюм Е.Л. Перша Всесоюзна школа з теоретичної морфології рослин. - Укр. ботан. журн., 35, № 2, с.216-217.
Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А. Курс низших растений. - М.:Сов. нука, 1945. - 463 с.
Лукницкая А.Ф. Десмидиевые водоросли /Desmidiales / как объект морфологических исследований. - Ботан. журн., 1972, 57, № 5, с.541-554.

Макарова И.В. О жизненных формах у морских диатомовых водорослей. - Новости систематики низших растений, 1974, вып.II, с.3-19.

Масюк Н.П. Морфофизиология, систематика, экология, географическое распространение рода Dunaliella Teod. и перспективы его практического использования. - Киев: Наук. думка, 1973. - 244 с.

Масюк Н.П. О некоторых современных проблемах систематики водорослей. - В кн.: Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны. Пермь, 1977, с.137-139.

Масюк Н.П., Миронюк В.І., Визерський Ю.О. Динаміка чисельності та структури лабораторних популяцій двох видів Dunaliella Teod.- Укр. ботан. журн., 1978, 34, № 1, с.22-28.

Матвієнко О.М. Шляхи і напрямки еволюційного розвитку золотистих водоростей /Chrysophyta /. - Укр. ботан. журн., 1960, 17, № 4, с.3-8.

Паламар-Мордвинцева Г.М. Цитологічний поліморфізм і систематика десмідієвих водоростей /Desmidiales /. - Укр. ботан. журн.,1980, 37, № 1, с.36-43.

Паламар-Мордвинцева Г.М., Петенко К.П. Поліморфізм в Ankistrodesmus Braunii Brunnth. П. Культивування Анкістродесма Брауна в розчинах з високою концентрацією солей. - Укр. ботан. журн., 1966, 23, № 2, с.60-65.

Перестенко Л.П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем. - Ботан.журн., 1972, 57, № 7, с.750-764.

Петров Ю.Е. Основные этапы эволюции циклов развития у водорослей. - В кн.: Проблемы филогении низших растений. М.: Наука, 1974а, с.30-37.

Петров Ю.Е. Принципы выделения жизненных форм у морских водорослей. - Новости систематики низших растений, 1974б, вып. II,с.19 28.

Петров Ю.Е. Размножение и циклы развития водорослей. - В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977а, т.3, с.38-42.

Петров Ю.Е. Отдел бурые водоросли /Phaeophyta/. - В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977б, т.3, с.144-193.

Полянский В.И. Жизненный цикл, смена форм развития и чередования ядерных фаз /в связи с некоторыми особенностями этих процессов у водорослей/. - Ботан. журн., 1958, 43, № 5, с.621-628.

Приходькова Л.П. До вивчення синьо-зеленої водорості Gloeotheсе heufleri Grun. - Укр.ботан. журн., 1975, 32, № 1, с.12-18.

Пушева М.А. Роль серусодержащих соединений в клеточном делении некоторых микроводорослей: Автореф. дис. ...канд.биол.наук. - М., 1970. - 19 с.

Радченко М.И. Сравнительное изучение пигментов некоторых жгутиковых одноклеточных зеленых водорослей в связи с вопросами их систематики: Автореф. дис. ...канд.биол. наук. - Киев, 1978. - 25 с.

Седова Т.В. Некоторые пути и перспективы сравнительно-цитологического изучения одноклеточных зеленых водорослей. - Ботан.журн., 1970, 55, № 7, с.947-953.

Седова Т.В. Значение цитологических критериев в систематике водорослей. - В кн.: V делегат.съезд Всесоюз. ботан. о-ва: Тез.докл. Киев: Наук. думка, 1973, с.320.

Седова Т.В. Основы цитологии водорослей. - Л.: Наука, 1977а. - 172 с.

Седова Т.В. Клетка водорослей. - В кн.: Жизнь растений. М.:Просвещение, 1977б, т.3, с.16-32.

Седова Т.В. Новые методы цитологии в систематике водорослей. - В кн.: VI делегат. съезд Всесоюз. ботан.о-ва /Кишинев, 12-17 сентября 1978 г./: Тез.докл. Л.: Наука, 1978, с.335-336.

Серебровский А.С. Генетический анализ. - М.: Наука, 1970. - 342 с.
Ситник К.М. Сучасні ботанічні науки: проблеми, досягнення, перспективи. - Укр. ботан. журн., 1976, 33, № 1, с.3-12.
Скабичевский А.П. О некоторых популяциях стефанодискуса звездчатого /Stephanodiscus astraeae (Ehr.) Grun. . - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1973, 78, № 2, с.134-141.
Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных.- М.-Л.: Наука, 1964. - 236 с.
Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В. Фены, фенетика и эволюционная биология. - Природа, 1973, № 5, с.40-51.
Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. - М.: Наука, 1977. - 301 с.
Топачевський О.В. До питання про первинні водоростеві організми. - Ботан. журн. АН УРСР, 1952, 9, № 1, с.
Топачевский А.В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. - Киев: Изд-во АН УССР, 1962. - 236 с.
Чистякова О.Н., Лодкина М.М. Первая всесоюзная школа по теоретической морфологии. - Ботан. журн., 1978, 63, № 12, с.1810-1812.
Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. - Тр.Ин-та экологии растений и животных /Уральский филиал АН СССР/, 1968, с.387.
Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. - М.: Наука, 1976. - 144 с.
Bird C.J. Aspects of the life history and ecology of Porphyra linearis (Bangiales, Rhodophyceae) in nature. - Can. J. Bot., 1973, 51, N 12, p. 2371-2379.
Böcher T.W. Studies on morphological progression and evolution in the negetable kingdom. - Det. Kongelige Danske Videnskaberes Biol., 1951, 18, N 13, p. 317-345.
Cabioch Jaculine. Application des caracteres morphogenetiques a la systematique des corallinacees: le genere Goniolithon. - C.r. Acad. Sci., 1970, D270, N 11, p. 1447-1450.
Caram B. Le cycle de reproduction des Phaeophycees - Phaeosporees et ses modification. - Bull. Soc. bot. France, 1972, Mem., p. 151-160.
Chapman A.R.O. Phonetic variability of stipe morphology in relation to season, exposure, and depth in the non-digitate complex of Laminaria Lamour. (Phaeophyta, Laminariales) in Nova Scotia. - Phycologia, 1973, 12, N 1-2, p. 53-57.
Chihara M. Rhodophyta, their life histories. - Adv.Phycol. Japan, Hague, 1975, p. 137-150.
Clauss H. Beeinflussung der Morphogenese Substanzproduktion und Proteinzunahme von Acetabularia mediterranea durch sichtbare Strahlung. - Protoplasma, 1968, 65, N 1-2, S. 49-80.
Cole K., Conway E. Phenetic implications of structural futures of the perrennating phase in the life history of Porphyra and Bangia (Bangiophyceae, Rhodophyta). - Phycologia, 1975, 14, N 4, p. 239-245.
Cooksey K.E., Cooksey B. Calcium deficiency can induce the transition from oval to fusiform cells in cultures of Phaeodactylum tricornutum Bohlin. - J. Phycol., 1974, 10, N 1, p. 89-90.
Crow W.B. M.Sc. Variation and species in Cyanophyceae. - Journ. of Genetics, 1924, 14, N 3.
Crow W.B. M.Sc. The morphology of the filaments of Cyanophyceae. - Ann. de protistologie, 1928, 1, N 1, p. 230-236.

Diaz-Piferrer M., Burrows E.M. The life history of Bryopsis hypnoides Lamour from Anglesey, North Wales and from the Caribbean. - J. Mar. Biol. Assoc., U.K., 1974, 54, N 3, p. 528-529.
Dodge J.D. The algae. - In electron microscopy and plant ultrastructure. London: 1970, p. 183-205.
Dodge J.D. The fine structure of algal cells. London - New York Acad. Press: 1973. - 261 p.
Dodge J.D. Fine structure and phylogeny in the algae. - Sci. Progr., 1974, 61, N 242, 1974, p. 257-274.
Ettl H. Xanthophyceae. - In: Süsswasserflora von Mitteleuropa, Berg von A.Pascher. Hrsg. von H.Ettl et al., Bd.3, Teil 1, Jena: Veb Gustav Fischer Verlag, 1978. - 530 S.
Falk H. Zellfeinbau bei Algen. - Fortschr. Bot., 1970, 32, p. 25-42.
Feldmann Jean. Les problemes actuels de l'alternance de générations chez les algues. - Bull. Soc. bot. Frabce, 1972, Mem., p. 7-38.
Fott B. Algenkunde. - Jena: Veb Gustav Fischer Verlag, - 1971. 581 S.
Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. I. Cambridge, 1935. - 791 p.
Golubić St., Schwabe G.H. Zur taxonomischen und ökologischen Bedeutung linearer Zellmaße bei den Cyanophyten. - Österr. bot. Z., 1965, 112, N 3, S. 311-330.
Hindak F. The morphological variability of Scenedesmus pannonicus Hortob. in culture. - Arch. Hydrobiol., 1974, Suppl., 46, (Algological Studies, 11), p. 130-139.
Hoek C. Van den, Cortel-Breman A.M., Rietma H., Wanders J.B.W. L'interpretation des données obtenues par des cultures, Unialgales, sur les cycles evolutifs des algues. Quelques exemples fires des recherches conduites au laboratoire de Groningue. - Bull.Soc. bot. France, 1972, Mém. p. 45-65.
Hori T., Ueda R. The fine structure of algal chloroplasts and algal Phylogeny. - Adv. Phycol.,Japan, Hague, 1975, p. 11-42.
Iwasaki H., Sasaki N. The Conchocelis-phases of Perphyra suborbiculata forma latifolia. - Proc. 7th Int. Seaweed Symp. Sapporo, 1971, Tokyo, 1972, p. 364-367.
Jaag O. Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und in Schweizerischen Mittelland. - Bern, Komissionverlag Buchdruckerei Büchler et Co., 19'5. - 560 p. (Beiträge zur Kryptogamen Flora der Schweiz, Bd IX, Heft 3).
Kalina T., Puncocharova M. Taxonomy and morphological comparison of three chlorococcal algae: Sootiella oocystiformis Lund, Enallax coelastroides (Bohlin) Skuja and Scenedesmus costatus Schmidle. - Arch. Hydrobiol., 1977, Suppl. 51 (Algological Studies 19), p. 105-141.
Kermarrec A. Sur quelques cas de développement apogamique chez Bryopsis plumosa (Hudson) C.Agardh (Chrorophycées, Codiales).- C.r. Acad. Sci., 1972, D274, N 17, p. 2478-2480.
Komarek J. Morphological variability of "Anacystis nidulans".- Ann.report of laboratory of algology for the year 1968. - Trebon, 1969, p. 19-24.
Komarek J. The Morphology and Taxonomy of Crucigenoid Algae (Scenedesmacease, Chlorococcales). - Arch. Protistenk., 1974, Bd 116, S. 1-75.
Kornmann P. Über Codiolum und Urospora. - Helgoländer Wissenschaft. Meeresuntersuchungen, 1961, Bd 8, S. 41-58.

Kornmann P. Zur Entwicklung von Monostroma grevillei und zur systemat. Stellung von Gomontia polyrhiza. - Vorträge Gesamtgebiet d. Botanik, N.F., 1962, N 1, S. 37-39.
Kornmann P. Der Lebenszyklus einer marinen Ulothrix Art. - Helgoländer Wissenschaft. Meeresuntersuchungen, 1963, 8,S.357-360.
Kornmann P. Ontogenie und Lebenszyklus Ulotrichales in phylogenetischer Sieht. - Phycologia, 1965, 4, S. 163-172.
Kornmann P. Codiolophyceae, a new class of chlorophyta. - Helgoländer wissenschaft. Meeresuntersuchungen, 1973, 25, N 1, S, 1-13.
Lewin R.A., Robertson J.A. Influence of salinary on the form of Asterocystis in pure culture. - J. Phycol., 1971, 7, N 3, p. 236-238.
Magne I. Le cycle développement des Rhodophycees et son évolution. - Bull. Soc. bot.France, 1972, Mém, p.247-266. Discuss, p. 266-267.
Manton I. Some possible significant structural relations between chloroplasts and other cell components. - In: Biochemistry of chloroplasts. I. - London 2 New York, 1966, p. 23-47.
Müller D.G. Studies on reproduction in Ectocarpus Siliculosus. - Bull. Soc. bo.. France, 1972a, Mém; p. 87-95. Discuss. p. 96-97.
Müller D.G. Life history of the brown alga Ectocorpus fasciculatus var. refractus (Kütz.) Ardis. (Phaeophyceae, Ectocarpales) in culture. - Phycologia, 1972b, 11, N 1, p. 11-13.
Müller D.G. Relative sexuality in Ectocarpus saliculosus a scientific error. - Arch.Microbiol., 1976, 109, N 1-2,p.89-94.
Nacamura Y. A proposal on the classification of the Phaeophyta. - Contr. Syst. Benthic Mar. Algae North Pacif., Kobe, 1972, p. 147-154. Discuss, p. 154-155.
Nacamura Y., Tatewaki M. The life history of some species of the Scytosiphonales. - Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hakkaido Univ., 1975, 6, N 2, p. 57-93.
Pascher A. Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstamme in die Stamme des Pflanzenreiches. - Beih. bot. Ztbl., Abt. II, 1931, 48, p. 317-332.
Pascher A. Über Flagellaten und Algen. - Berichte Deutsch. Bot. Ges., 1914, 32, N 2, S. 136-160.
Pascher A. Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. - Arch. f. Protost., 1917, 38, S. 1-87.
Pickett-Heaps J.D. Green algae: structure reproduction and evolution in selected genera. - Massachusets. 1975. - 606 p.
Rietema H. A new type of life history in Bryopsis (Chlorophyceae, Caulerpales). - Acta bot. neerl., 1969, 18, N 5,p.615-619.
Rietema H. Life- histories of Bryopsis plumosa (Chporophyceae, Caulerpales) from European coasts. - Acta bot. neerl.,1970, 19, N 6, p. 859-866.
Ruzicka J. Morphologische Variabilität der Algen, hervorgerufen durch Kultivierungsbedingungen. - Arch. Hydrobiol., 1971, Suppl. 39, N 3, S. 146-177.
Stam W.T., Holleman H.C. The influence of different salinities on growth and morphological variability of a number of Phormidium strains (Cyanophyceae) in culture. - Acta Bot. Neerl., v. 24 (5-6), 1975, p. 379-390.
Starmach K. Rosliny slodkowodne. Flora slodkowodna Polski.- Warszawa: PWN, 1963. - 271 s.

Sommerfeld N.R., Nichols H.W. The life cycle of Bangia fascopurpurea in culture. I. Effect of temperature and photoperiod on the morphology and reproduction of the Bangia phase. - J. Phycol., 1973, 9, N 2, p. 205-210.
Stewart K.D., Mattox K.L. Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophyl A and B. - Bot. Rev., 1975, 41, N 1. p. 104-135.
Trainor F.R. A study of wall ornamentation in cultures of Scenedesmus. - Amer. J. Bot., 1966, 53, N 10, p. 995-1000.
Trainor F.R., Rowland H.L., Lylis J.C. et al. Some examples of polymorphism in algae. - Phycologia, 1971, 109, N 1,p. 113-119.
Umerzaki I. The life histories of some Nemaliales whose tetrasporophytes were unknown. - Contr. Syst. Bentic. Mar. Algae North Pacif., Kobe, 1972, p. 231-241. Discuss, p. 242.
Wutz M., Zetsche K. Zur Biochemie und Regulation des heteromorphen Generations-wechsels der Grunalge Derbesia-Halicystis. - Planta, 1976, 129, N 3, p. 211-216.
Ziegler S.R., Kingsbury J.M. Cultural studies on the marine green alga Halicystis parvula - Derbesia tenuissima. I. Normal and abnormal sexual and asexual reproduction. - Phycologia, 1964, 4, N 2, p. 105-116.
Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Zweite Aufl. - Stuttgart: G.Foscher Verlag, 1959. - 777 S.

Н.П.Масюк
Киевский госуниверситет

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПАРАЛЛЕЛИЗМ И СИСТЕМАТИКА ВОДОРОСЛЕЙ

Наличие морфологического параллелизма у водорослей было замечено в конце прошлого века. Н.М.Гайдуков /1926, цит. по А.В.Топачевскому, 1962/, упоминает, что идея параллельного развития водорослей возникла у него еще в 1898 г., но в то время она не была опубликована, так как не встретила сочувствия у авторитетных ученых. Эта идея получила широкое признание лишь после работ А.Пашера /Pascher, 1914, 1917, 1918, 1914-1930, 1931/. Суть ее заключалась в том, что различно окрашенные водоросли, берущие начало от разных предков, в своем эволюционном развитии проходили сходные этапы - ступени морфологической дифференциации слоевища. Дальнейшее развитие эта идея получила в работах Ф.Фрича /Fritsch, 1935/ и других ученых, в том числе советских альгологов. Так, например, М.М.Голлербах, В.И.Полянский /1951/ различают следующие основные ступени морфологической дифференциации тела водорослей /или "структуры"/: 1/ амебоидную /ризоподиальную/; 2/ монадную; 3/ пальмел-

лоидную; 4/ коккоидную; 5/ нитчатую /трихальную/; 6/ пластинчатую; 7/ разнонитчатую /гетеротрихальную/; 8/ сифональную. Впоследствии М.М.Голлербах /1977/ дополнительно выделил харофитную структуру. Многие авторы выделяют также тканевую или паренхиматическую структуру /Топачевский, 1962; Grassi, 1971; Venkataraman et al., 1974; Peterfi, Jonesku, 1976 и др./. Согласно существующим представлениям,не все группы водорослей,объединенные в отделы,прошли в своей эволюции указанные выше ступени морфологической дифференциации. Некоторые из них /Chloromonadophyta, Euglenophyta, Cryptophyta/ остановились в своем развитии на более низких ступенях: монадной, пальмеллоидной или коккоидной; другие /например, Phaeophyta / в настоящее время представлены лишь наиболее высокими типами структур: нитчатой, разнонитчатой, пластинчатой, паренхиматической.Наиболее широко в различных филогенетических стволах /филах/ водорослей представлены монадная, пальмеллоидная, коккоидная и нитчатая структуры. Наиболее полный параллелизм наблюдается между отделами Chlorophycophyta, Xanthophyta и Chrysophyta, примеры которого постоянно пополняются /Rhodes, Stofan,1967; Матвієнко, Догадіна, 1978/.

Идея параллельного развития водорослей, получившая впоследствии подтверждение на основании их биохимического изучения и данных о тонкой структуре их клеток, была крупным теоретическим обобщением, сыгравшим определяющую роль в альгологической систематике. Базирующаяся на ней система А.Пашера имела большое влияние на все последующие системы водорослей. В настоящее время несмотря на множество разнообразных систем все они в той или иной степени отражают пашеровскую идею о параллельном развитии водорослей, а филогенетическое древо на уровне водорослей обычно изображают в виде нескольких /от 4 до 9 в системах разных авторов/ параллельных филогенетических стволов. Учебники по альгологии обычно содержат таблицы, наглядно демонстрирующие параллельные морфологические ряды в пределах различных отделов /классов/ водорослей /см.,например, Fott, 1971, с.18-19/.

После открытия Н.И.Вавиловым в 1920 г. закона гомологических рядов в наследственной изменчивости близкородственных видов высших растений гомологические ряды начали искать и с успехом находить у разных представителей растительного и животного мира, в том числе у водорослей. Так, Н.В.Морозова-Водяницкая /1925/ описала гомологические ряды в наследственной изменчивости близкородственных ви-

дов рода Pediastrum (Hydrodictyaceae, Chlorococcales, Chlorophycophyta /, положив их в основу классификации рода. Н.Г.Дедусенко /1925/ обнаружила морфологический параллелизм у некоторых видов и разновидностей рода Scenedesmus (Scenedesmaceae, Chlorococcales).Эти данные были дополнены при изучении видов Scenedesmus с перфорированными и неперфорированными ценобиями /Масюк, 1962/. В пределах этого же рода Т.Хортобаги /Hortobagyi, 1964/ отметил 26 параллельно проявляющихся прогрессивных изменений, 13 редуктивных и 9 аномалий. У видов рода Chodatella, принадлежащего к близкому семейству /Oocystaceae, Chlorococcales /, Т.Хортобаги /Hortobagyi,1965/ обнаружил наследственные внутривидовые вариации шипов, совпадающие с описанными им морфозами видов Scenedesmus. Новые случаи морфологического параллелизма были описаны этим же автором /Hortobagyi, 1973/ при изучении 17 видов пресноводных водорослей из р.Дунай.Именно у водорослей на примере рода Dunaliella /Volvocales, Chlorophycophyta / впервые было описано явление морфологического параллелизма в модификационной изменчивости близкородственных видов /Масюк, 1973/.

Однако морфологический параллелизм водорослей не исчерпывается приведенными примерами, отмеченными в альгологической литературе и относящимися либо к наивысшим /отделы, классы/, либо к самым низшим таксономическим уровням /родовому, видовому, внутривидовому/. Обзор многообразия описанных форм водорослей свидетельствует о более широком распространении этого явления у таксонов практически всех рангов не только одного, но и разных эволюционных уровней. Так, например, в разных таксонах нередко встречаются параллельные роды с окрашенными или бесцветными клетками /апохлоротические,апопластидные/: Euglena и Astasia / Euglenaceae,Euglenophyta /, Eutreptia и Distigma / Eutreptiaceae, Euglenophyta /, Cryptochrysis и Cryptella /Cryptochrysidaceae, Cryptophyta /, Cryptomonas и Chilomonas / Cryptomonadaceae, Cryptophyta /, Ochromonas и Monas, Chrysodendron и Monadodendron /Ochromonadaceae, Chrysophyta /, Chlamydomonas и Polytoma, Clorogonium и Hyalogonium, Carteria и Tetraselmis, Brachiomonas и Hyalobrachion /Chlamydomonadaceae, Volvocales, Chlorophycophyta/,Chlorella и Prototheca /Chlorellaceae, Chlorococcales, Chlorophycophyta/, Ankistrodesmus и Hyaloraphidium /Ankistrodesmaceae, Chlorococcales, Chlorophycophyta/. На уровне монадной организации часто встречаются параллельные ряды форм с разным количеством жгутиков: Euglena /Euglenaceae / и Eut-

reptia /Eutreptiaceae / - Euglenophyta ; Mallomonas /Chromulinales/ и Mallomonopsis /Ochromonadales / - Chryrophyta, Chlamydomonas и Carteria /Chlamydomonadaceae /, Uva и Spondylomorum (Spondylomoraceae) - Chlorophycophyta, а также с клетками,покрытыми клеточными оболочками или без них: Dunaliella, Polytomella/Dunaliellaceae / и Chlamydomonas, Tetraselmis /Chlamydomonadaceae/- Volvocales, Chlorophycophyta. Среди колониальных водорослей на монадном, пальмеллоидном и коккоидном уровнях организации наблюдается параллелизм в образовании слизистых и лишенных слизи колоний /ср., например, Pascherina,Uva,Chlorcorone, Volvox-Volvocales, Chlorophycophyta и Chrysomoron,Botriochrysis,Cyclonexis,Uroglenopsis-Ochromonadales,Chrysophyta; Kirchneriella,Coelastrum,Scenedesmus-Chlorococcales,Chlorophycophyta и Diplochloris,Sphaerosorus,Heterodesmus-Mischococcales,Xanthophyta/, с гомогенной и слоистой структурой слизи /Microcystis,Gloeocapsa Chroococcales,Cyanophyta; Crysocapsa, Geochrysis-Chrysocapsales,Chrysophyta-Gloeobotrys,Chlorobotrys-Mischococcales,Xanthophyta; Palmellopsis,Chlorophysemae-Tetrasporales,Chlorophycophyta; Palmella,Palmogloea-Chlorococcales, Chlorophycophyta/. В разных отделах на разных эволюционных уровнях нередко встречаются древовидные колонии /Chrysodendron,Cladonema, Dendromonas - Ochromonadaceae; Dinobrion, Hyalobryon-Dinobryaceae; Cladomonas, Rhipidodendron-Isochrysidaceae среди Chryzophyta; Helminthogloea,Malleodendron-Heterogloeales;Gloeopodium, Mischococcus-Mischococcales среди Xanthophyta;Gloeodendron-Tetrasporales,Palmodictyon-Chlorococcales - среди Chlorophycophyta/, а также колонии с опорными элементами в виде радиально расходящихся от общего центра слизистых тяжей или трубок /Gomphosphaeria, Woronichinia-Chroococcales,Cyanophyta;Dictyosphaerium, Dimorphococcus, Botryosphaera,Botryococcus-Chlorococcales,Chlorophocophyta).

Среди одноклеточных водорослей пальмеллоидной и коккоидной структуры широко распространены шаровидные формы,клетки которых покрыты сплошной, гладкой, нескульптурированной оболочкой. Они встречаются среди зеленых /Hypnomonas,Apiococcus;Radiosphaera-Tetrasporales; Neochloris, Chlorococcum, Planctosphaeria,Dictyococcus,Trebouxia-Chlorococcaceae,Chlorococcales; Chlorella-Chlorellaceae, Chlorococcales /, желто-зеленых /Pleurochloridella-Heterogloeales,Chloridella,Pleurochloris,Botrydiopsis-Mischococcales/, золотистых /Chrysosphaera-Chrysosphaerales /, динофитовых /Gloeodinium-Dinocapsales,Hypnodinium,Phytodinium-Dinococcales /. Не

менее широко в разных эволюционных стволах и на разных эволюционных уровнях представлены одноклеточные прикрепленные водоросли с характерной удлиненной биполярной формой клетки,снабженные органоидом прикрепления в виде стопы или подошвы на ножке или непосредственно на нижнем конце клетки: Chlamydomonadopsis, Pseudochlorangium, Characiochloris /Tetrasporales /; Hydrianum, Characium /Chlorococcales / - среди зеленых; Characidiopsis /Heterogloeales /, Characiopsis /Mischococcales / - среди желтозеленых; Dinopodiella, Stylodinium - среди динофитовых; Colacium - среди эвгленофитовых и т.д. Особенно часты случаи морфологического параллелизма между водорослями монадной, пальмеллоидной и коккоидной структуры,наблюдающиеся как на одном, так и на разных эволюционных уровнях.Водоросли, обладающие амебоидной, нитчатой, разнонитчатой, пластинчатой и сифональной структурами, образуют параллельные ряды реже, обычно на одном и том же эволюционном уровне, в пределах разных фил /отделов/.

Подобные картины морфологического параллелизма неоднократно описывались в других группах растительного и животного мира. Комментируя их, Л.С.Берг пишет: "Природа как бы отказывается от всего того разнообразия средств для создания новых форм, каким она располагает, и пользуется небольшим запасом определенных возможностей. Она допускает разнообразие в деталях, стараясь вместе с тем сохранить некоторое количество основных типов, причем в одной группе смешиваются признаки различных типов, так что мы замечаем сходство сразу по нескольким направлениям" /1967, с.186/. Господство явлений морфологического параллелизма в эволюции морфологических структур, ограниченность модусов морфогенеза, проявляющуюся как в онтогенезе, так и в филогенезе, отмечают также С.В.Мейен /1969/, Р.Е.Левина /1974/ и др. Таким образом, приведенный выше обзор данных по морфологии водорослей свидетельствует о том, что низшие фотоаутотрофные растения, демонстрирующие широкое распространение морфологического параллелизма на всех эволюционных и таксономических уровнях, в этом отношении не составляют исключения по сравнению с другими группами растительного и животного мира.

Различают морфологический параллелизм, проявляющийся у близкородственных /собственно параллелизм/ и филогенетически отдаленных /конвергенция/ таксонов. Еще Ч.Дарвин, признавая возможность "схождения признаков" "у далеко отстоящих друг от друга форм" /1952, с.213-214/, описывал также случаи параллельных вариаций у

близкородственных таксонов /там же, с.239-246/. Впервые Х.Осборн /Osborn, 1905, цит. по Л.С.Бергу, 1977/ попытался установить принципиальные различия между такими процессами адаптивной эволюции, как конвергенция и параллелизм. Конвергенцией он называл процесс "независимого приобретения неродственными животными сходных признаков" /цит. по Л.С.Бергу, 1977, с.184/, параллелизмом - "независимое приобретение родственными животными сходных признаков"/там же/. Аналогичного разграничения этих двух понятий придерживаются многие авторы и в наши дни /см., например, Левина, 1974; Kuprianova, 1975/. Вместе с тем Л.С.Берг /1977/, Н.Н.Цвелев /1979/ и другие отказываются различать конвергенцию и параллелизм в связи с тем, что "степень родства может быть очень различной, и четкой границы между дальнеродственными и близкородственными таксонами не существует" /Цвелев, 1979, с.26/. Поэтому упомянутые выше авторы используют термин "конвергенция" в широком смысле для обозначения всех случаев морфологического параллелизма, наблюдаемого у представителей животного и растительного мира, независимо от степени их родства.

С точки зрения современной генетики /Вавилов, 1967; Парамонов, 1967; Дубинин, 1970; Медников, 1979/ морфологический параллелизм близкородственных таксонов обусловлен сходством их генотипов, программирующих сходные мутации. Морфологический же параллелизм в пределах филогенетически отдаленных таксонов /т.е. конвергенции в узком смысле/ объясняется естественным отбором сходных мутационных изменений, возникающих у неродственных объектов, которые являются наиболее приспособленными к данным условиям среды или к выполнению определенных функций. Однако механизм возникновения сходных мутаций у неродственных таксонов еще не получил достаточно убедительного объяснения. Поэтому вопрос о критериях разграничения таких понятий, как конвергенция и параллелизм, если их рассматривать в узком смысле, остается открытым.

Многочисленные факты, свидетельствующие о широком распространении у водорослей явлений конвергенции и параллелизма, дают для систематики водорослей два важных следствия. С одной стороны, как отмечает Н.И.Вавилов, "наличие параллелизма... чрезвычайно облегчает изучение разнообразия растений и животных. Вместо случайных поисков исследователь ищет определенные формы, предвидя их существование на основании сходства изменчивости с ближайшими известными видами и родами. Исследование полиформизма и описание новых форм

становится полным научного смысла и значения" /1967, с.51/. С другой стороны, наличие морфологического параллелизма выдвигает большие трудности в работе систематика, поскольку обусловливает возможность ошибок как в процессе классифицирования, так и в ходе идентификации водорослей, проводимых по морфологическим признакам. Примеры таких ошибок хорошо известны из истории альгологической науки /объединение Isocontae и Heterocontae в отделе зеленых водорослей, Vaucheria и Dichotomosiphon в порядке Siphonales; Dinophyceae, Cryptophyceae и Chloromonadophyceae в отделе Pyrrhophyta и т.д./. Не исключено, что многие из существующих в нынешних системах таксонов водорослей также имеют искусственный, сборный характер, т.е. объединяют виды не на основе родства /общности их происхождения/, а на базе внешнего поверхностного сходства как результата конвергенции. Такие предположения высказывались, например, относительно некоторых порядков зеленых водорослей Volvocales /Зеров, 1972/, Chlorococcales, Ulotrichales/Stewart, Mattox, 1975/ и др. Трудности и ошибки при идентификации водорослей, возникающие в связи с явлением морфологического параллелизма, отмечает Г.Болд /Bold, 1970/ и др.

Главные задачи систематика, сталкивающегося с явлениями морфологического параллелизма /как конвергентного, так и близкородственного/, в том, чтобы правильно распознать конкретные проявления конвергентного сходства и выбрать "радикалы" таксонов /по выражению Н.И.Вавилова, 1967, с.51-52/, т.е. специфические разграничивающие их признаки, а также в том, чтобы выработать тактику их распознавания, распространяющуюся на другие таксоны.

Многовековый опыт зоологической и ботанической систематики свидетельствует о том, что наиболее результативным методом решения спорных систематических вопросов и определения конвергентного сходства является оценка филогенетической и таксономической значимости внешнего сходства исследуемых объектов с точки зрения других признаков и критериев /т.е. процедура "взвешивания" признаков/."Решительно невероятным, - писал Ч.Дарвин /1952, с.213/, - является предположение, чтобы потомки двух организмов, первоначально резко между собой различавшихся, могли сблизиться между собой в такой степени, которая привела бы к почти полному их тождеству". Поэтому если внешнее морфологическое сходство классифицируемых объектов сочетается с их сходством, установленным с помощью других дополнительных критериев, это совпадение обычно рассматривается как убедительное доказательство общности их происхождения /Майр, 1971/.

Поскольку один и тот же признак может возникнуть параллельно у представителей разных таксонов, существует опасность объединения этих представителей в один таксон. Например, виды Scenedesmus с перфорированными и неперфорированными ценобиями можно было бы разграничивать не по признаку наличия или отсутствия в ценобиях межклеточных отверстий, а по характеру орнаментации их клеточных оболочек. Разграничение отделов водорослей можно было бы производить не на основании их окраски, коррелирующей с составом их пигментных систем /зеленые, красные, бурые водоросли и т.д./, а по типам структур, объединяя вместе в ряд самостоятельных таксонов все амебоидные, монадные, пальмеллоидные, коккоидные и другие водоросли независимо от их окраски. Такие попытки известны в допашеровский период развития систематики водорослей. Отголоском их является затянувшийся по настоящее время процесс разграничения зеленых и желтозеленых водорослей на всех уровнях их организации. Поиск "радикалов" таксонов, несомненно, сопряжен с большими трудностями, особенно на низших таксономических уровнях /видовом, родовом/. При этом признаки /"радикалы"/, по-видимому, коррелируют с большим количеством дополнительных признаков по сравнению с признаками, возникающими параллельно в пределах разных таксонов.

В качестве дополнительных признаков, используемых для оценки морфологического сходства объектов и поиска "радикалов" таксонов, могут служить признаки, принадлежащие к различным корреляционным плеядам /Терентьев, 1960; Legendre, Rogers, 1972/. Эту роль могут выполнять другие морфологические признаки, особенно, если они получены на другом /например, субмикроскопическом/ уровне изучения объектов. Так, важным доказательством в пользу современного деления водорослей на отделы по принципу их окраски является установленная сравнительно недавно корреляция окраски водорослей с тонкой структурой их клеток, особенно хлоропластов /Dodge, 1974; Седова, 1977/. Однако чаще всего и с наибольшим успехом в качестве дополнительных критериев в систематике водорослей используются биохимические, физиологические данные или цитохимические тесты. Увлечение последними иногда приводит к некоторой их переоценке, к убеждению о возможности создания чисто химической систематики /"хемосистематики"/ водорослей, составления химических определителей, использования химических признаков в качестве диагностических /Барашков, 1972/. Однако чисто химический подход к систематизации растений, по-видимому, страдает такими же недостатками, что и сугубо морфологи-

ческий. Оба обречены на неудачу, как и попытки построения классификаций на чисто цитологической /ультраструктурной/ основе /Dodge, 1974; Pickett-Heaps, 1975/.

Только применение комплексных критериев и выявление коррелятивных связей между ними будет способствовать решению сложных систематических вопросов /Масюк, 1973а,б; Komarek, 1973/, приблизить к созданию филогенетической системы водорослей. Этот путь уже принес альгологической систематике весьма ощутимые плоды. Сочетание морфологических /окраска, тонкая структура клетки/ и химических /состав фотосинтетических пигментов, продуктов ассимиляции, клеточных оболочек/ признаков легло в основу современных принципов деления водорослей на уровне высших таксонов /отделов, классов/. В практике идентификации водорослей широко применяются некоторые цитохимические тесты /например, реакция на крахмал, целлюлозу и др./. Обнаружены также коррелятивные связи между некоторыми морфологическими и химическими показателями на низших таксономических уровнях /внутривидовом, видовом, родовом/. В частности, работы, проведенные в отделе альгологии Института ботаники АН УССР и на кафедре низших растений Киевского университета /Масюк, 1973а,б, 1977; Масюк, Радченко, 1975, 1976; Радченко, 1979; Миронюк, Масюк, 1977/, свидетельствуют о возможности использования на низших таксономических уровнях таких дополнительных химических показателей, как состав каротиноидов, количественные соотношения основных групп пигментов, показатели качества ферментов /энергия активации, термический коэффициент/, их изоферментные спектры, фракционный состав белков и др. Полагают /Антонов, 1974; Судьїна, 1976; Судьїна, Мельничук, 1976 и др./, что наибольшую ценность для систематики может принести изучение нуклеиновых кислот /соотношения пар нуклеотидов, степени их сблокированности, их последовательности в молекуле ДНК и др./*, а также белков /последовательности аминокислот в молекуле белка, структурной организации белков на третичном и четвертичном уровнях и др./. В связи с методическими трудностями изучения этих соединений и недостатком сравнительных данных названные подходы, как известно, пока не принесли ощутимых результатов для систематики растений, однако они, несомненно, являются перспективными и заслуживают дальнейшего развития. Будущие исследования покажут, ка-

---

* А.С.Антонов /1974/ для обозначения этого раздела биологии предложил специальный термин - "геносистематика".

кое место может занять данное направление в системе других таксономических методов и критериев.

Признавая исключительную важность биохимических данных для решения спорных вопросов филогении и систематики водорослей, в частности для выявления конвергентного сходства, выбора "радикалов" таксонов и ряда других, следует отметить, что идентификация водорослей в процессе флористических, гидробиологических, эколого-ценотических и других исследований, очевидно, будет и впредь базироваться в основном на морфологических признаках как наиболее удобных для целей диагностики /ср. М.М.Голлербах, 1965; М.М.Голлербах и А.Н.Окснер, 1973; Н.П.Масюк, 1973а,б/. В связи с этим большое значение приобретают исследования, направленные на выяснение закономерных связей между морфологическими /диагностическими/ и функциональными /биохимическими, физиологическими/ признаками /среди которых многие имеют большой филогенетический вес/, на расшифровку функционального значения конкретных морфологических структур, познание причин и механизмов морфогенеза, т.е. исследования в области функциональной морфологии водорослей /с. Zusi, 1971; Neushul, 1972; Масюк, 1973б, 1977/. Высокий уровень и быстрые темпы развития этого направления, с нашей точки зрения, являются необходимым условием успешного развития систематики водорослей на современном этапе.

Антонов А.С. Геносистематика, достижения, проблемы и перспективы. - Успехи совр. биологии, 1974, 77, № 2, с.31-47.

Баращков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. - М.: Пищ. пром., 1972. - 336 с.

Берг Л.С. Труды по теории эволюции, 1922-1930. - Л.: Наука, 1977. - 388 с.

Вавилов Н.И. Избранные произведения в двух томах. Т.I. /Ред. и коммент. Ф.Х.Бахтеева. - Л.: Наука, 1967. - 424 с.

Голлербах М.М. Основные проблемы систематики низших растений на современном этапе. - Журн. общ. биологии, 1965, 26, № 4, с.397-404.

Голлербах М.М. Основные типы морфологической структуры тела водорослей. - В кн.: Жизнь растений, т.3. Водоросли, лишайники /Под ред. М.М.Голлербаха. - М.: Просвещение, 1977, с.32-37.

Голлербах М.М., Окснер А.Н. Актуальные проблемы изучения низших растений. - В кн.: У делегат. съезд Всесоюз. ботан. о-ва: Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1973, с.290-292.

Голлербах М.М., Полянский В.И. Пресноводные водоросли и их изучение. - В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. I. Общая часть. М.: Сов. наука, 1951. - 200 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов. - М.: Сельхозгиз, 1952. - 608 с.

Дедусенко Н.Т. Параллелизм у некоторых видов и разновидностей рода Scenedesmus Meyen. - Тр. о-ва испыт. природы Харьк. ун-та, 1925, 50, вып.I, с.70-73.

Дубинин Н.П. Общая генетика. - М.: Наука, 1970. - 488 с.

Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. - Киев: Наук. думка, 1972. - 316 с.
Левина Р.Е. О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 1974, 79, № 1, с.89-99.
Майр Э. Принципы зоологической систематики. - М.: Мир, 1971.- 454 с.
Масюк Н.П. Нові та цікаві види Scenedesmus з водойм Волинського Полісся. - Укр. ботан. журн., 1962, 19, № 5, с.73-83.
Масюк Н.П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода Dunaliella Teod. и перспективы его практического использования. - Киев: Наук. думка, 1973а. - 244 с.
Масюк Н.П. О соотношении различных критериев в систематике водорослей. - В кн.: У делегат. съезд Всесоюз. ботан. о-ва: Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1973б, с.311-312.
Масюк Н.П. О некоторых современных проблемах систематики водорослей. - В кн.: Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны: Материалы межвуз. конф. /Киров, 24-27 мая 1977 г./. Пермь, 1977, с.137-139.
Масюк Н.П., Радченко М.М. О пигментах зеленых водорослей в связи с некоторыми вопросами таксономии Chlorophycophyta. - В кн.: Флора, систематика и филогения растений. Киев: Наук. думка, 1975, с.92-101.
Масюк Н.П., Радченко М.И. Филогенетическое и таксономическое значение данных о пигментах зеленых водорослей. - В кн.: Материалы 5-го Моск. совещ. по филогении растений /декабрь 1976 г./. М.: Наука, 1976, с.113-115.
Матвієнко О.М., Догадіна Т.В. Визначник прісноводних водоростей УРСР. Жовтозелені водорості - Xanthophyta. - Київ: Наук. думка, 1978. - 512 с.
Медников Б.М. Закон гомологических рядов в наши дни. - Наука и жизнь, 1979, № 2, с.33-37; № 3, с.125-129; № 4, с.58-65.
Мейен С.В. Явления параллелизма и их значение для систематики. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1969, 64, № 6, с.152.
Миронюк В.И., Масюк Н.П. Ферменты водорослей в связи с вопросами их филогении и систематики. - В кн.: Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны: Материалы межвузовской конференции /Киров, 24-27 мая 1977 г./. - Пермь, 1977, с.139-140.
Парамонов А.А. Пути и закономерности эволюционного процесса. /Основные принципы филогенетики/. - В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967, с.392-441.
Радченко М.И. Сравнительное изучение пигментов некоторых жгутиковых одноклеточных зеленых водорослей в связи с вопросами их систематики. - Автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Киев, 1978. - 25 с.
Седова Т.В. Основы цитологии водорослей. - Л.: Наука, 1977. - 172 с.
Судьїна О.Г. Актуальні питання синтетичної теорії фітоеволюції. - Укр. ботан. журн., 1976, 33, № 4, с.337-347.
Судьїна О.Г., Мельничук Г.Г. Принципи використання біохімічних ознак у таксономії рослин на прикладі білкових комплексів базидіальних грибів. - Укр. ботан. журн., 1976, 33, № 6, с.561-577.
Терентьев П.В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. - В кн.: Применение математических методов в биологии. Л.: Наука, 1960, с.27-36.
Топачевский А.В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. - Киев: Изд-во АН УССР, 1962. - 236 с.

Цвелев Н.Н. О значении дивергенции и конвергенции в эволюции организмов. - В кн.: Вопросы развития эволюционной теории в XX в. Л.: Наука, 1979, с.23-31.

Bold H.C. Some aspects of the taxonomy of soil algae. - Annals New York Acad. Sci., 1970, 175, 2, p. 601-616.

Dodge J. D. Fine structure and phylogeny in the algae. - Sci. Progr., 1974, 61, 242, p. 257-274.

Ettl H. Xanthophyceae. - In: Susswasserflora von Mitteleuropa Berg. von A.Pascher. Hrsg. von H. Ettl et al., Bd 3. Teil 1.- Jena : Veb Gustav Fischer Verlag, 1978. - 530 S.

Fott B. Algenkunde. - Jena : Veb Gustav Fischer Verlag, 1.- 581 S.

Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. I. Cambridge, 1935. - 751 p.

Grassi M.M. Notas de class - Algas. Atlas. - Tucoman, 1971.- 150 p.

Hortobagyi T.A. Scenedesmusok konvergenciai s azok jelentöségé. I-IV. - Biol. Közl., 1964, 11, N 2, p. 155-166.

Hortobagyi T. Chodatella konvergenciak a buzsaki halastavakban. - Biol. Közl., 1965, 13, N 1, p. 45-58.

Hortobagyi T. Ujabb parhuzamos morfozisok. - Bot. Kozl.,1973, 60, N 1, p. 7-16.

Komarek J. Prospects for taxonomic developments. - In: Biol. Blue-Green Algae. Oxford, 1973, p. 482-486.

Kuprianova L.A. On the evolutionary levels in the morphology of pollen and spores. - In: Adv. Pollen-Spore Resa New Delhi, 1975, p. 31-49.

Legendre P., Rogers D.Y. Characters and clustering in taxonomy: a synthesis of two taximetric procedures. - Taxon, 1972, 21, N 5-6, p. 567-606.

Neushul M. Functional interpretation of benthic marine algal morphology. - Contribs Syst. Benthic Mar. Algae North Pacif.,Kobc., 1972, p. 47-70. Discuss, p. 71-73.

Pasher A. Über Flagellaten und Algen. - Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1914, 32, 2, S. 136-160.

Pascher A. Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. - Arch. f.Protistenk., 1917, 38, S. 1-87.

Pascher A. Von einer allen Algenreichen gemeinsamen Entwicklungsregel. - Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1918, 36, S. 390-409.

Pascher A. Die Suswasserflora Mitteleuropas (Deutschlands Österreichs und der Schweiz/. Heft 1-12. - Jena, 1914-1930.

Pascher A. Systematische Übersicht die mit Flagellaten in Zusammenhang stenden Algenreichen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstamme in die Stämme des Pflanzenreiches. - Bich.Bot. Zbl. Abt. II, 1931, 48, S. 317-332.

Peterfi St., Jonescu Al. Tratat de algologie. Vol.1. - Bucuresti Acad. RSR, 1976. - 587 p.

Pickett-Heaps L.P. Green algae: structure reproduction and evolution in selected genera. - Massachusetts, 1975, - 606 p.

Rhodes R.G., Stofan P.E. Tetraspora. Chlorosaccus and Phaeosphaera a unique example of parallel evolution in the algae. - J. Phycol., 1967, 3, N 2, p. 87-89.

Starmach R. Rosliny slodkowodne. Flora slodkowodna Polski. I. - Warszawa: PWN, 1963. - 271 s.

Stewart K.D., Mattox K.L. Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophyll a. and b. - Bot. Rev., 1975, 41, N 1, p. 104-135.

Venkataraman G.W., Goyal S.K., Kaushik B.D. Paromita Roychoudhury. Algae: form and function. - New Delhi: Today and tomorrows printers and publ., 1974. - 565 p.
Zusi R.L. Functional anatomy in systematics. - Taxon, 1971, 20, N 1, p. 75-84.

Г.И.Лозовая
Институт ботаники им.Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

ЭВОЛЮЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ

Сложность фотосинтетического аппарата растений, особенно у эволюционно продвинутых групп, позволяет предположить существование его собственной эволюции. Исходя из этого положения можно рассматривать следующие аспекты эволюции фотосинтетического процесса: возможные пути абиогенного синтеза компонентов пигментсодержащей системы; образование надмолекулярных функциональных комплексов - становление системы, осуществляющей первичный фотофизический акт; становление организации фотосинтетического аппарата; формирование и эволюция электронтранспортной цепи; первичные и конечные продукты фотосинтеза у организмов различной эволюционной продвинутости.

В этом обзоре будут рассмотрены первые три вопроса, касающиеся эволюции структурной организации и функциональной активности фотосинтетического аппарата.

В последние 10-15 лет получены многочисленные данные о возможности абиогенного синтеза основных компонентов пигментного аппарата: пептидов, протобелков, порфиринов, веществ липоидной природы и др. Установлено, что макромолекулам ряда веществ свойственна способность спонтанно образовывать в растворе упорядоченные структуры при определенных условиях. Эта способность, которая появилась еще на ранних этапах эволюции /в абиогенезе/, затем сохранилась и сыграла большую роль при образовании функциональных систем и живых организмов. Структурная организация комплексов, которые возникают при взаимодействии белков и липидов, закодирована в их химическом строении. В то же время структурная организация такой системы вызывает определенную структурированность и других связанных с ней компонентов.

Универсальность распространения основных компонентов фотосинтетического аппарата и возможность проведения их абиогенного синтеза является довольно веским доказательством того, что эти веще-

ства относятся к одним из древнейших на Земле. К настоящему времени показана возможность абиогенного образования под действием различных источников энергии /ультрафиолет, солнечный свет, тепло и др./ многих аминокислот, входящих в состав белков, простейших белков - протеиноидов /Фокс, Дозе, 1975/, высших жирных кислот и нейтральных жиров /Кальвин, 1971; Телегина, 1977/, порфириновых пигментов различной степени сложности /Шутка, 1966; Красновский, Умрихина, 1964; Умрихина, 1973 и др./, изопреноидных соединений /Urey, 1952/.

Порфирины, способные переходить в возбужденное состояние под действием энергии света, могли катализировать перенос электрона в окислительно-восстановительных реакциях уже в тот период, когда в атмосфере первичной Земли отсутствовал кислород. Действительно, существуют многочисленные экспериментальные данные, которые доказывают способность порфириновых пигментов сенсибилизировать окислительно-восстановительные реакции под действием света в простейших системах: в адсорбатах на веществах неорганической и органической природы, в комплексах с белками и липидами, в системах типа коацерватов /Гиллер и др., 1968; Комиссаров, 1973; Некрасов и др., 1970; Серебровская, 1971; Серебровская и др., 1966; Опарин и др., 1965, 1970; Verme et al., 1972; Cellarius, Mauzerall, 1966; Krasnovsky, 1972/. Все это дает основание считать, что первичный процесс фотосинтеза состоял лишь из фотохимических реакций, а процесс поглощения и превращения CO_2 эволюционно более молодой и присоединился значительно позже /Arnon, 1961/. Следовательно, не исключена возможность, что простейшие пигментсодержащие комплексы возникли и функционировали ранее первичных организмов, а затем включались в них и продолжали эволюционное совершенствование своей структуры, что приводило к оптимизации функции /Гаффрон, 1964; Евстигнеев, 1975/.

Многочисленные эксперименты по моделированию пигментсодержащих систем доказали важную роль совершенствования надмолекулярной структурной организации фотосенсибилизатора для повышения эффективности его функционирования. Такие системы могут возникать путем самосборки, предопределенной спецификой составляющих компонентов. Сравнение химического строения и свойств молекул пигментов фотосенсибилизаторов свидетельствует об их усложнении и возрастании гидрофобности. Пигменты различной степени гидрофобности по-разному взаимодействуют с компонентами комплекса, а компоненты в свою оче-

редь по-разному влияют на структурную организацию пигмента, что сказывается на их функциональной активности. Так, гидрофильные протопорфирин IX и хлорофиллид имеют наибольшее сродство и наиболее высокую фотохимическую активность в водной среде или при взаимодействии с белковым компонентом. Возрастание их активности в комплексе происходит за счет концентрирования /Опарин, Серебровская, Лозовая, 1970/. Появление дифильных свойств у хлорофилла в связи с присоединением фитола приводит к проявлению гидрофобных взаимодействий с компонентами комплекса /белками и липидами/. При этом основным оказывается изменение структурной организации пигмента, что приводит к повышению его функциональной активности. По-видимому, в процессе эволюции отбор шел таким путем, чтобы выбраковать пигмент, который неспособен к быстрому обратимому и окислению, и восстановлению и в то же время устойчив к деструктивным превращениям. Именно такими свойствами обладает хлорофилл, который и получил наиболее широкое распространение среди растений. Вопросы о преимуществах хлорофилла перед другими порфириновыми пигментами неоднократно рассматривался в литературе /Красновский, 1959; Судьина, 1975/.

Для сочетания фотохимических и биосинтетических реакций была необходима определенная пространственная организация фотосинтетического аппарата. Такая организация невозможна в растворах и требует локализации пигментов и других активных компонентов на структурированных системах - мембранах. В процессе эволюции были отобраны те фотосенсибилизаторы, которые благодаря своим свойствам при взаимодействии с компонентами мембраны обеспечивали пог. ощение, перенос и утилизацию световой энергии с максимальной эффективностью. Очевидно, функциональная проба и способность к гидрофобным взаимодействиям с компонентами мембраны, на которой только и может совершаться векторное протекание фотосинтетических реакций, были основным критерием отбора структуры пигмента-фотосенсибилизатора.

Сведения о структурной организации, биохимическом составе и особенностях функционирования фотосинтетического аппарата у представителей различных филогенетических групп растений помогают понять пути его становления.

Рассматривая основные черты строения пигментного аппарата в филогенетическом аспекте, можно отметить тенденцию к его постепенному усложнению. У самых низкоорганизованных одноклеточных организмов - фотосинтезирующих бактерий пигментсодержащие структуры представлены двойными мембранами, рассеянными в протоплазме. Основные

фотосенсибилизаторы - бактериохлорофиллы *a* , *b* , *c* , *d*. У синезеленых водорослей сохраняются те же основные черты строения фотосинтетического аппарата. Однако следует отметить более четко обособленное расположение тилакоидов в кортикальном слое. У этих организмов впервые появляется хлорофилл a , дополнительными пигментами служат билипротеиды - фикоцианы и фикоэритрины. Исходя из наличия билипротеидов, предполагают филогенетические связи между синезелеными, красными и криптофитовыми водорослями. У представителей всех остальных отделов водорослей есть обособленные хлоропласты, число их невелико, они содержат одиночные тилакоиды, часто располагающиеся концентрическими кругами вдоль оболочки хлоропласта. В разных отделах водорослей обнаружены хлорофиллы *a* , *d* , *e* . Их химическое сходство с хлорофиллом и более простое по сравнению с ним строение позволяют считать эти пигменты функциональными пробами фотосенсибилизаторов в процессе эволюции. Не все из возможных испытанных систем сохранились до наших дней, однако их существование на определенных этапах эволюции вполне вероятно. Именно такие системы могли явиться исходными для появления пигментного аппарата ныне существующих отделов водорослей, для каждого из которых характерен свой специфический набор пигментов. Ввиду ряда преимуществ в процессе естественного отбора у двух отделов водорослей /эвгленовые и зеленые/ и затем у всех высших растений закрепился хлорофилл в качестве дополнительного пигмента-фотосенсибилизатора.

Вопрос о наличии гран у водорослей, особенно у эвгленовых, дискутируется. В связи с этим существует мнение, что у мхов впервые возникают стопки тилакоидов - граны. Однако у мхов, как и у других споровых растений, граны либо представляют собой отдельные сближенные участки небольшого числа сильно удлиненных тилакоидов, проходящих через весь хлоропласт, либо приурочены к определенным онтогенетическим состояниям организма. Такую же картину можно наблюдать в отдельные сезоны года для хлоропластов голосеменных растений /Генерозова, 1965; Manton, 1966/. Таким образом, в филогенезе становление фотосинтетического аппарата проходит через ряд этапов усложнения структуры и биохимического состава /пигменты, жирные кислоты/ и достигает наиболее сложной организации системы у покрытосеменных растений. Отдельные черты его воспроизводятся в онтогенезе пластид, которые проходят путь от пропластид, содержащих отдельные пузырьки и трубочки, напоминающие пигментны аппарат

бактерий, через отдельные тилакоиды, как у некоторых водорослей, до вполне развитых хлоропластов /Веттштейн, 1962; Островская и др., 1975/. Различные уровни структурной организации пластид в онтогенезе зависят от химического состава и определяют функциональную особенность пластид. Здесь также обнаруживается повторение отдельных этапов эволюции пигментного аппарата. Это и наличие предшественников хлорофилла на стадии проламеллярного тела, и отсутствие высоконенасыщенных жирных кислот и выделения кислорода в результате функционирования фотосинтетического аппарата. Это и онтогенетически более ранний синтез хлорофилла *a*, чем *b*. Образование системы гран в хлоропластах высших растений возможно лишь при освещении и появлении хлорофилла , тогда как для представителей низших отделов свет не является обязательным условием для формирования фотосинтетического аппарата /СудьЇна, Довбиш, 1963; Николаева и др., 1977/. Такое повторение филогенеза в онтогенезе проявляется не только на макроуровне структурной организации хлоропласта в целом, но и на уровне ультраструктурной организации тилакоидов. В связи с этим представляет интерес обнаруженное сходство с ультраструктуре одной из поверхностей тилакоидов синезеленых и красных водорослей и межгранных тилакоидов высших растений /Lichtle, Thomas, 1976/.

Интересен факт универсальности строения хлоропластов всех высших растений. Различные экологические факторы вносят несущественные количественные вариации, не влияя на основные черты строения. У некоторых злаков и двудольных наблюдается диморфизм хлоропластов. Считается, что агранальные хлоропласты - эволюционно более молодые структурные образования /Карпилов, 1970/. Возникновение такой структуры фотосинтетического аппарата, которая создавала возможность кооперации двух типов хлоропластов в процессе их функционирования, могло произойти в ходе направленной экологической специализации к доминирующим факторам среды /высокой температуре и низкой влажности/. Поэтому в разных линиях эволюции одно- и двудольных растений возникли сходные формы с ксероморфным типом листа и кооперативным типом фотосинтеза.

К сожалению, химический состав фотосинтетических мембран низших растений и споровых растений изучен не столь подробно, как для покрытосеменных. У последних же исследовалось чаще всего небольшое число видов. Однако анализ имеющихся немногочисленных литературных данных позволяет проследить удивительную универсаль-

ность жизненно важных соединений. Оказывается, что пигментсодержащие комплексы, относимые к ФС I, имеют довольно близкую молекулярную массу у весьма отдаленных представителей растительного мира /Ерохин и др., 1975; Thornber, Olson, 1968; Barret, Anderson, 1977/.

Другим путем совершенствования организации пигментного аппарата явилось увеличение общего фонда молекул пигмента по сравнению с их числом в реакционном центре, что увеличивало эффективность передачи энергии к реакционному центру в повышало эффективность функционирования всей цепи. Так, отношение молекул бактериохлорофилла в реакционном центре к их фонду составляет 1:20÷1:40 для пурпурных бактерий, 1:100÷1:150 для зеленых бактерий и 1:200÷1:400 для водорослей и высших растений /Karapetyan, 1971/. Об этом же свидетельствует и увеличение доли хлорофилла, слабо связанного с белковым компонентом и ответственного за фотохимическую активность, по мере эволюционной продвинутости таксонов. Полученные нами и известные из литературы данные свидетельствуют об увеличении этой фракции. хлорофилла /Лозовая, 1965; Лозова, 1972, 1975; Судьїна, Голод, 1963; Sudiyna, 1964 и др./. Увеличение количества лабильно связанного хлорофилла должно было способствовать увеличению числа светособирающих антенн и количества спектральных форм хлорофилла, т.е. более эффективному поглощению световой энергии. По-видимому, с возрастанием соотношения числа молекул светособирающего комплекса к числу реакционных центров увеличивалась общая лабильность системы в целом. Познание механизма функционирования молекул пигмента и возможного диапазона изменчивости состояний основных компонентов системы у объектов, стоящих на различных ступенях эволюционного развития, поможет понять пути прогрессивного становления пигментного аппарата.

Сравнение свойств пигментсодержащих комплексов у растений различных филогенетических групп представляет значительный интерес /Фрадкин и др., 1975; Судьина, Лозовая, 1980/. Нами изучались такие комплексы, выделенные из синезеленых и зеленых водорослей, мохо- и папоротникообразных, одно- и двудольных растений. Анализируя полученные данные, можно прийти к заключению, что, во-первых, по мере эволюционной продвинутости отдельных таксонов изменялись свойства пигментсодержащих комплексов и их белковых компонентов, что нашло свое отражение в тенденции к увеличению их относительной электрофоретической подвижности, во-вторых, электрофоретическая подвижность медленно идущей зоны колебалась в меньшем диапазоне, чем быстроидущей.

Отличия в химическом составе и структурной организации хлоропластов у растений различной эволюционной продвинутости определяют различный характер их функционирования. На водорослях, а затем на высших растениях впервые была показана необходимость сочетания двух фотохимических реакций в процессе утилизации CO_2 и выделения O_2 под действием света. Реакция, индуцируемая длинноволновым светом и относимая к фотосистеме I, связана с длинноволновыми формами хлорофилла *a* и не сопровождается выделением кислорода. Последний выделяется в результате функционирования фотосистемы II, которая поглощает свет в более коротковолновой области. В этой системе помимо хлорофилла *a* функционирует имеющийся другой хлорофилл /*b* , *c* или *d* /, а также билипротеиды. Все фотосинтезирующие организмы, выделяющие кислород, содержат обе фотосистемы. Фотосинтезирующие бактерии, не выделяющие кислород, содержат только ФСI. Предполагается, что в ходе биологической эволюции первой возникла ФС I. Способность использовать в качестве восстановителя воду и вследствие этого выделять кислород, связанная с ФС II, была выработана, по-видимому, позднее. Возможно, две фотосистемы растений произошли от разных бактериальных систем для нециклического и циклического потока электронов, которые, однако, никогда не функционируют в паре /Брода, 1978/.

Интенсивное изучение фотосистем у различных растений позволило обнаружить их некоторые специфические черты, помогающие понять основные тенденции их эволюции. Бактерии имеют только один тип пигментной системы. У фоторедукторов для восстановления CO_2 донорами электронов обычно служат H_2, H_2S и различные органические соединения. Предложены различные механизмы участия воды в этой реакции /Krasnovsky, 1960; van Niel, 1962/, однако фотолиз ее не идет. Сравнение окислительно-восстановительных свойств хлорофилла и бактериохлорофилла показывает, что окисленная форма последнего не обладает потенциалом, достаточным для окисления воды. Энергия активации бактериохлорофилла также ниже, чем энергия активации хлорофилла, рассчитанная на основании данных о максимуме поглощения реакционных центров /BChl 890 для Chromatium и P 700 для зеленых растений/. Она составляет 31,8 и 42,0 ккал/моль соответственно. Таким образом, использование красного света /λ 660-700 нм/ по сравнению с дальним красным /λ 850-900 нм/ дает преимущество почти в 10 ккал в эффективном уровне возбуждения соответствующих пигментов, что достаточно для разрыва связи H-OH.

Фотосинтетический аппарат синезеленых водорослей в эволюционном плане представляет собой новую прогрессивную ступень развития по сравнению с бактериями, поскольку у них появляется ФС II, что приводит в возникновению способности выделять кислород за счет разложения воды. Филогенетические связи синезеленых водорослей с фотосинтезирующими бактериями проявляются в их способности к фоторедукции в определенных условиях:



$$CO_2 + 2H_2 \rightarrow CH_2O + H_2O$$

Синезеленые водоросли часто встречаются в местах, где продуцируется H_2S, что можно рассматривать как экологический атавизм. В таких случаях выделение кислорода не происходит и наблюдается отложение серы в клетке. Реакция идет по уравнению



$$CO_2 + 2H_2S \rightarrow CH_2 + H_2O + 2S$$

В последнее время возможность протекания данного процесса ставится под сомнение. Однако показано, что H_2 может быть источником электрона, но не единственным, а одновременно с водой /Fogg, 1973/.

Как отмечалось, одна из особенностей пигментного аппарата синезеленых водорослей - появление у них дополнительных пигментов /билипротеидов/. Выделенные из Anabaena variabilis две фракции комплексов по ряду свойств соответствовали ФС I и ФС II /Ogawa et al., 1968, 1969/. Фикоцианин присутствовал в обеих фотосистемах, но его роль особенно велика в ФС II, поскольку его основной функцией, по-видимому, является поглощение света. Билипротеиды синезеленых водорослей локализованы в фикобилисомах, но доказательства функциональной связи этих частиц еще не получены. Выделен хромопротеиновый комплекс из Anabaena cylindrica, который, как предполагают, может быть реакционным центром ФС II. Его молекулярный вес 50 000 и главные максимумы поглощения - 275, 450, 475, 630 и 690 нм. Этот хромопротеид in vivo легко комплексируется с фикоцианином, но не с фикоэритрином. Возможно, это отражает функциональную связь пигментов в передаче энергии от фикоцианина к аллофикоцианину, затем к хлорофиллу и, наконец, к реакционному центру хромопротеину /Krogmann, 1977/. Особый интерес представляет химический состав тилакоидов и возможная функциональная роль каждого из компонентов.

Для понимания эволюционного становления функциональной активности пигментного аппарата крайне нехватает данных о сопряженном

функционировании фотосистем у других типов водорослей /кроме зеленых/ и о специфике фотосистем у них.

С появлением хлорофилла *б* у зеленых водорослей и у всех более высокоорганизованных групп растений в значительной мере совершенствуется /усложняется/ как структурная организация хлоропластов, так и их биохимический состав и биохимическая сущность основной функции - фотосинтеза. Вопросам функционирования ФС II ее сопряжения с ФС I и локализации in vivo у высших растений посвящено большое количество работ. Анализ усложнения структуры и функции пигментного аппарата в филогенезе позволяет найти его отражение в процессе онтогенетического развития и проследить постепенное формирование полного набора пигментов, структуры гран и межгранных тилакоидов и последовательное появление ФС I и ФС II.

Таким образом, полученные данные позволяют наметить самые общие тенденции эволюционного становления фотосинтетического аппарата. Необходимы унифицированные способы выделения фотосистем и пигментсодержащих комплексов из разных объектов /особенно различных отделов водорослей и споровых растений/, необходимо расшифровать их биохимический состав и создать вероятностную модель структурной организации и проявления функции. Желательно проследить особенности переносчиков в цепи фотосинтетических реакций и специфику первичных и конечных продуктов фотосинтеза. При этом необходимо исследовать максимальное число видов каждого таксона, включая как наиболее типичных представителей, так и переходные формы, и определить пределы изменчивости для каждого вида в зависимости от возрастных, сезонных и экологических факторов.

Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. - М.: Мир, 1978. - 304 с.

Веттштейн Д. Формирование пластидных структур. - В кн.:Структура и функция фотосинт.аппарата. М.: Изд-во иностр.лит., 1962, с.148-160.

Гаффрон Г. Определяющие этапы фотохимической эволюции. - В кн.: Горизонты биохимии. М.: Мир, 1964, с.49-73.

Генерозова И.П. Ультраструктура хлоропластов /Атлас/. - М.: Наука, 1965. - 23 с.

Гиллер Ю.Е., Вахидова Л.Р., Асоева Л.М. и др. Искусственные пигмент-белковые комплексы - модель молекулярной организации и некоторых функциональных свойств пигментной системы фотосинтетического аппарата.- В кн.: Генетика фотосинтеза. Душанбе: Дониш,1977, с.16[illegible]-181.

Евстигнеев В.Б. О некоторых вопросах эволюции фотосинтетического пигментного аппарата. - В кн.: Происхождение жизни и эволюционная биохимия. М.: Наука, 1975, с.80-89.

Ерохин [illegible], Москаленко А.А., Домина Л.П., Махнева З.К. Состо[illegible] и организация пигментной системы пурпурных

бактерий. – В кн.: Хлорофилл. Минск: Наука и техника, 1974, с.242–248.

Кальвин М. Химическая эволюция. – М.: Мир, 1971. – 238 с.

Кариилов Ю.С. Фотосинтез ксерофитов /эволюционные аспекты/.– Кишинев: РИО АН МССР, 1970. – 19 с.

Комиссаров Г.Г. О моделировании фотосинтеза. – В кн.: Проблемы возникновения и сущности жизни. М.: Наука, 1973, с.124–129.

Красновский А.А. О развитии способа действия фотокаталитической системы организмов. – В кн.: Возникновение жизни на Земле. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с.616–624.

Красновский А.А., Умрихина А.В. Об абиогенном образовании порфирина и его участии в процессах химического переноса электрона. – Докл. АН СССР, 1964, 155, № 3, с.691–693.

Лозова Г.І. Порівняльна характеристика пігментвміщуючих комплексів з рослин різних систематичних груп. – Укр. ботан. журн., 1972, 29, № 6, с.782–788.

Лозова Г.І., Трутнєва І.А. Особливості пігментвмісних комплексів в деяких представників мохів і папоротей. – Укр. ботан. журн., 1975, 32, № 2, с.199–204.

Лозовая Г.И. Наследование некоторых свойств пигментной системы пластид кукурузы. – В кн.: Цитология и генетика. Киев: Наук. думка, 1965, с.179–191.

Николаева Л.Ф., Флорова Н.Б., Верхотуров В.Н., Рубин А.Б. О развитии функционально активных фотосистем I и II у проростков хвойных, выращенных в отсутствие света. – Науч. докл. высшей школы, 1977, № 12, с.97–10.

Опарин А.И., Серебровская К.Б., Лозовая Г.И. Фотосенсибилизирующая активность хлорофилла "*a*" в коацерватной системе фосфатид /белок. – Докл. АН СССР, 1965, 162, № 6, с.1418–1419.

Опарин А.И., Серебровская К.Б., Лозовая Г.И. Сравнительное изучение сенсибилизирующей активности хлорофилла и его аналогов в коацерватных системах. – В кн.: Функц. активность клеточных структур. М.: Наука, 1970, с.7–14.

Семичаевский В.Д., Дось С.И., Лозовая Г.И. О взаимодействии ассоциатов хлорофилла "*a*" с белками. – Биофизика, 1971, 28, № 6, с.1117–1119.

Серебровская К.Б. Коацерваты и протоплазма. – М.: Наука, 1971.– 191 с.

Серебровская К.Б., Лозовая Г.И., Балаевская Т.О. Изучение фотосенсибилизации в фосфатидно-белковом коацервате. – Журн. эволюц. биох. физиологии, 1966, 2, № 4, с.302–307.

Судьїна О.Г., Голод М.Г. Фотохімічна активність хлорофілу та міцність хлорофіл-білково-ліпоїдного комплексу. – Укр. ботан. журн., 1963, 20, № 5, с.3–11.

Судьїна О.Г., Довбиш К.П. Особливості біосинтезу хлорофілу у деяких рослин. – Укр. ботан. журн., 1963, 20, № 1, с.37–45.

Судьїна О.Г. Еволюційний підхід до вивчення біохімічних процесів на прикладі становлення біосинтезу хлорофілу. – Укр. ботан. журн., 1975, 32, № 5, с.545–561.

Телегина Т.А. Абиогенный синтез биохимически важных соединений под действием ультрафиолетового излучения. – Автореф. дис. ... канд.биол.наук. – М., 1977. – 24 с.

Умрихина А.В. Абиогенный синтез порфирина. – В кн.: Проблемы происхождения и сущности жизни. М.: Наука, 1973, с.73–79.

Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. – М.: Мир, 1975. – 374 с.

Фрадкин Л.И., Коляго В.М., Мордачева Т.С., Сай П.К. О видовой специфичности субмембранных частиц хлоропластов. – В кн.: Био-

синтез и состояние хлорофиллов в растении. Минск: Наука и техника 1975, с.161-182.

Фотохимические системы растений. /Под ред. Л.К.Островской. Киев, Наук. думка, 1975. - 206 с.

Шутка А. Возможный синтез порфириноподобных веществ в процессе химической эволюции. - В кн.: Происхождение предбиол. систем. М.: Наука, 1966, с.243-252.

Arnon D.I. Cell-free photosynthesis and the energy conversation process. - In: A symp. on Light and Life. Baltimore: Hopkins press, 1961, p. 489-569.

Barret J., Anderson J.M., Thylacoid membrane fragments with different chlorophyll A, chlorophyll C and fucoxsanthin composition isolated from the brown seaweed Eoklonia radiata. - Plant Cell Lett., 1977, 9, N 3, p. 275-283.

Cellarius R., Mauzerall D. A model for the photosynthetic unit. Photochemical and spectral studies on pheophytin adsorbed to small particles. - Biochem. et biophys. acta, 1966, 112, N 2, p. 235-255.

Fogg G.E., Stewart W.D.P., Fay P., Walsby A.E. The blue-green algae. - London; New ork; Acad.press, 1973. - 459 p.

Karapetyan N.U. Evolution of the pigment system and primary processes. - In: Chemical evolution and origin of life. Amsterdam. North-Holland Publ.Co., 1971, p. 307-312.

Krasnovsky A.A. The primary processes of photosynthesis in plants. - Ann. Rev. Plant Physiol., 1960, 11, p. 363-410.

Krasnovsky A.A. The models of the evolution of photochemical electron transfer. - In: Chemical evolution and the origin of lif. Amsterdam: North-Holland Publ.Co., 1971, p. 279-281.

Krogman D.W., Blue-green algae. - In: Encyclopedia of plant physiology. New series, v.5. Photosynthesis I. Berlin etc.; Springer-Verlag, 1977, p. 625-636.

Lightle C., Thomas J.S. Etude ultrastructurale des thylacoides algues a phycobiliproteins, comparaison des resultats obtenus par fixation classique et cryodecapage. - Phycologia, 1976, 15, N 3/4, p. 393-404.

Manton J. Some possible significant structural relations between chloroplast and other all components. - In: Bioch a. of Chloroplasts. London; New York: Acad.Press, 1966, v. 1, p. 23-48.

Niel C.B.van. The oresent status of the comparative study of photosynthesis. - Ann. Rev. Plant Physiol., 1962, p. 1-26.

Ogawa T., Kanai R., Shibata K. Distribution of carotenoids in the two photochemical systems of higher plants and algae. - In: Comparat. biochem. and biophys. of photosynthesis. Pennsylvania: Tokyo and Para Press, 1968, p. 22-35.

Ogawa T., Vernon L.P.A fraction from Anabaena variabilis enriched in the reaction centre chlorophyll P700. - Biochim et biophys. acta, 1969, 180, N 2, p. 334-346.

Ritt E., Walz D. Pigment containing lipid vesicles. I Preparation and characterization of chlorophyll a - lethicin vesicles.- Journ. Membrane Biol., 1976, 27, N 1, p. 41-54.

Sudyina E.G. Effect of various factors on the formation and functional role of chlorophyll. - In: X Intern. Bot. Congress. Abstr. Pap. Edinburg, 1964, p. 483.

Thornber J.P., Olson J.M. The chemical composition of a crystalline bacteriochlorophyll-protein complex isolated from green bacterium Chloropseudomonas ethylicum. - Biochemistry, 1968, 7, N 6, p. 2242-2243.

Е.А.Бойченко, Т.М.Удельнова
Институт геохимии и аналитической химии
им.В.И.Вернадского АН УССР, Москва

РОЛЬ МЕТАЛЛОВ В ЭВОЛЮЦИИ БИОКАТАЛИЗА ПРОЦЕССОВ РАСТЕНИЙ

При рассмотрении эволюции в биогеохимическом аспекте следует учитывать, что среди разных групп организмов, населяющих биосферу Земли, наибольшее количество по массе составляют зеленые растения /Вернадский, 1960/. Из общего веса организмов Земли /около 10^{13} т/ водорослям и растениям суши принадлежит свыше 99%, а бактериям, грибам и животным - менее 1% /Bowen,1966/. В соответствии с этим и по своим геохимическим функциям фотосинтезирующие растения намного превосходят все другие организмы /Бойченко, 1976/. С их участием происходило повышение процента кислорода в атмосфере, приведшее к образованию из древней анаэробной биосферы современной аэробной. Не меньшее геохимическое значение имело возрастающее в течение геологических эр образование органических веществ при восстановлении углекислоты. При этом растениями концентрировались ежегодно огромные количества углерода, в настоящее время равные 10^{11} т. Одновременно с образованием органических веществ растительные клетки концентрируют ежегодно и металлы, например кальций, калий /10^{10}т/, магний, натрий /10^{9} т/, алюминий, железо /10^{8} т/, цинк, марганец, стронций, рубидий, медь, барий /10^{7}т/, титан, никель, ванадий /10^{6}т/, молибден, кобальт, хром и др. /10^{5} т/. В связи с важным значением металлов в обмене веществ растений /Власюк, 1969; Школьник, 1974/ находится способность их клеток концентрировать некоторые из них во много раз больше по сравнению с их содержанием в окружающей среде /Вернадский,1960/. В результате такого концентрирования во всех растениях Земли содержатся очень большие количества металлов /Бойченко, Удельнова,1977/ /табл.1/.

В живых клетках многие металлы образуют комплексные соединения с различными органическими веществами, что облегчает их концентрирование и увеличивает возможность участия в более широком круге процессов /Egami, 1975/. Как процессы окисления - восстановления, так и концентрирование металлов растениями изменялись в эволюции биосферы /Cloud, 1974/. Отдельные группы водорослей и высших растений, принимавших участие в эволюции разных стадий биосферы, характеризуются различиями в содержании металлов /Виногра-

Таблица I

Содержание металлов в растениях

Ряды металлов /% веса/	Металлы в растениях	% веса растений	В растениях Земли, т
Макроэлементы	Ca, K	10^0	10^{11}
$/10^0$ до $10^{-1}/$	Mg, Na	10^{-1}	10^{10}
Микроэлементы	Al, Fe, Zn,	10^{-2}	10^9
$/10^{-2}$ до $10^{-4}/$	Mn, Sr, Rb	10^{-3}	10^8
	Cu, Ba, Ti,		
	Ni, V	10^{-4}	10^7
Ультрамикроэлементы	Mo, Co, Cr	10^{-5}	10^6
$/10^{-5}$ и ниже/	и другие металлы		

дов, 1963/. В результате многолетних исследований школы Вернадского было обнаружено, что химический состав разных отделов организмов не повторяет состава среды, а является таким благодаря эволюционно сложившемуся обмену веществ /Бойченко, Удельнова, 1977/. Одновременно с изменениями процессов растений происходили изменения и их способности повышенно концентрировать те или иные металлы /Бойченко, Удельнова, Заринь, 1978/. В изменениях основных процессов обмена веществ на разных стадиях эволюции принимали участие комплексные соединения магния, цинка, железа, кобальта, никеля, меди, ванадия, хрома, титана, алюминия, молибдена и марганца, а также, возможно, и других металлов /Удельнова, Пушева, Черногорова, Бойченко, 1979/ /табл.2/.

Содержание железа, цинка, кобальта, никеля, меди, ванадия, хрома, титана, молибдена и марганца в разных группах растений в известной степени отражает эволюцию участия этих металлов в окислительно-восстановительных процессах /Бойченко, Удельнова, Заринь, 1978/. У наиболее примитивных водорослей наблюдается особенно высокое содержание железа, принимающего участие как в восстановлении углекислоты, так и многих других веществ. В связи с этим у синезеленых водорослей – почти единственных представителей фотосинтезирующих растений в течение докембрия /Schopf, 1974/, наблюдается наиболее высокое содержание железа по сравнению с другими растительными клетками. В дальнейшем соотношения железа с другими металлами уменьшаются. Это свидетельствует о возрастании роли кобальта, никеля, меди, ванадия, хрома, титана, молибдена и марганца в

Таблица 2

Участие металлов в эволюции процессов окисления

Эры /% кислорода/	Появление в биосфере O_2	Повышение содержания O_2	Изменения процессов
Архей /0,02-0,2/	Бактерии	Mg	Брожения абиогенных органических веществ
	Синезеленые водоросли	Zn, Fe	Переход от гетеротрофности к фоторедукции углекислоты
Протерозой /0,2-2/	Красные водоросли	Co, Ni	Усиление окислительных процессов в клетках
	Зеленые водоросли	Cu, V, Cr	Переход к окислениям веществ в дыхании
Палеозой /2-20/	Бурые водоросли	Ti	Защита процессов от повышения % кислорода
	Папоротниковидные	Al	Запасание влаги при выходе из гидросферы на сушу
Мезозой /20-23/	Семенные растения	Mn, Mo	Усиление роли фотосинтеза в обмене веществ
Кайнозой /23,01/	Культурные растения	Многие металлы	Изменения процессов в результате деятельности человечества

окислительно-восстановительных реакциях обмена веществ растений. Изменения в содержании металлов-комплексообразователей в разных отделах растений были более значительны, чем для других металлов. Так, для содержания железа они достигают сотен раз, а для марганца даже тысяч. Наиболее близкими к синезеленым водорослям как по времени появления в биосфере, так и по составу являются красные водоросли /Судьина, 1978/. В них одновременно с некоторым уменьшением содержания железа обнаруживается повышенное содержание кобальта и никеля. Многие зеленые и бурые водоросли отличаются более сложным строением, представители этих отделов появились в гидросфере в конце протерозоя и в течение палеозоя /Swain, 1974/. Для них характерно повышение содержания меди, ванадия, хрома и титана. Повышенное содержание алюминия было найдено в моховидных и папоротниковидных растениях /Виноградс ,1963/. Особенно много этого металла в плаунообразных, представители которых были одними из первых высших растений, вышедших из гидросферы на сушу. Для эволюционно более молодых голосеменных и покрытосеменных растений характерным является сравнительно высокое содержание марганца, соединения которого участвуют в выделении кислоро-

да при фотосинтезе /Бойченко, Удельнова, 1977/. Поэтому особенно высокий процент этого металла находится в специализированных органах фотосинтеза - иглах хвойных и листьях цветковых. В корнях же, особенно у бобовых растений, часто бывает повышение содержания молибдена.

В ходе эволюции изменялось не только содержание, но и характер соединений поливалентных металлов /Eichhorn, 1975/. Их комплексные соединения в растениях имеют более высокий процент металлов, чем целые клетки. Такое увеличение концентрирования внутри клеток может происходить в десятки и сотни раз, а для отдельных соединений и в тысячи раз. Среди широкого круга веществ, образующих комплексы с металлами, важное эволюционное значение имеют соединения с изменением валентности металлов в активных центрах оксидоредуктаз /Бойченко, Опарин, 1977; Mildvan, 1970/ /табл.3/.

При участии металлосодержащих оксидоредуктаз осуществляются важнейшие ферментативные процессы современной биосферы - восстановление углекислоты при фотосинтезе, ассимиляция молекулярного азота, многие брожения и дыхание, выделение свободного кислорода /Бойченко, Опарин, 1979/. При координации одного и того же металла с разными донорными группами металлоферментов возникает большое разнообразие значений окислительно-восстановительного потенциала / E_0' /, что очень важно для работы оксидоредуктаз. Рассматривая эволюцию металлоферментов, естественно предположить, что наиболее древними из них являются те, которые имеют максимальную активность в анаэробной среде, при низких значениях E_0', а субстратами для них являются вещества, находившиеся в древней биосфере /Опарин, 1979/. К таким оксидоредуктазам относится гидрогеназа, нитрогеназа и другие ферменты, содержащие соединения негеминового железа /Hall, Rao, Cammack, 1975/. Оксидазы, содержащие медь или марганец, а. также гемопротеиды, могли образоваться в организмах только позднее, когла окислительно-восстановительный потенциал в гидросфере поднялся выше точки Пастера, приблизительно около +0,05 В. В клетках современных аэробных растений многие металлоферменты катализируют реакции, для осуществления которых необходимы очень различные значения E_0' - от атмосферы молекулярного водорода до атмосферы кислорода /Бойченко, 1976/. Их одновременная работа возможна благодаря образованию комплексов с разными группами липидов в таких органеллах клеток, как хлоропласты или митохондрии. В эволюции фотоавтотрофного развития растений

Таблица 3

Металлы в активных центрах оксидоредуктаз

Металлы	Оксидоредуктазы	E_0'	Окисляемые вещества
Fe негеминовое	Гидрогеназа	-0,42	Молекулярный водород
	НАД.H_2-дегидрогеназа	0	Никотинамиды
	Сукцинатдегидрогеназа	+0,02	Сукцинат
Fe негеминовое и Mo	Ксантиноксидаза	-0,35	Альдегиды, пурины
	Нитрогеназа	-0,29	Пируват и другие вещества
	Нитратредуктаза	+0,42	Никотинамиды
Fe геминовое	Пероксидаза	-0,27	Аминосоединения, тиолы
	Каталаза	+0,29	Перекись водорода
Cu	Аминоксидаза	-0,01	Амины
	Аскарбатоксидаза	+0,08	Аскорбиновая кислота
	Дифенолоксидаза	+0,43	Дифенолы
Cu Fe геминовое	Цитохромоксидаза	+0,55	Цитохромы
Fe негеминовое и Mn	Гидроксиламинредуктаза	+0,56	Аммиак
	Редуктаза углекислоты	+0,81	Вода

особое значение имеет процесс ассимиляции углекислоты. В осуществлении его отдельных стадий принимают участие соединения многих металлов /Бойченко, Удельнова, Заринь, 1978/ /табл.4/.

Соединения цинка преимущественно участвуют в реакциях карбоксилирования, подобные реакции могут происходить и при гетеротрофном усвоении углекислоты / Vallee, Wacker,1970/. Далее осуществляется восстановление связанной углекислоты с обязательным участием соединений негеминового железа в редуктазах и с использованием различных веществ в качестве доноров водорода или электронов,подобно тому как это происходит при хемосинтезе /Бойченко, Удельнова, 1977/. В ряде случаев обратимое восстановление железа в редуктазах углекислоты может осуществляться при помощи соединений титана с низкими значениями потенциала / около -0,48 В/. Переход к

Таблица 4

Участие металлов в эволюции ассимиляции углекислоты

Стадии процесса	Участие соединений металлов	Свойства соединений металлов	Изменения соединений в эволюции
Карбоксилирования разных веществ	*Zn* в карбоксилазах и ангидразах	Нестойкие металлопротеины с 0,2% *Zn*	Образование более стойких комплексов
Восстановление углекислоты при окислении разных доноров	*Fe* негеминовое в гидрогеназах и редуктазах	Железопротеиды и железофлавопротеиды с 0,3% *Fe*	Увеличение % флавина и связи с липидами
Восстановление соединений *Fe*	*Ti* в фосфопротеидах	Содержат 4-фосфопантетеин и 0,03% *Ti*	Возрастание % фосфора
Фоторедукция с участием разных доноров	*Mg* в хлорофиллах	Пигменты, содержащие 2,7% *Mg*	Связь пигментов с протеинами и липидами
Повышение E_0' в хлоропластах	*Cu* в пластоцианине и других протеидах	Содержат аминосахара или фенолы, а также 0,2-1,1% *Cu*	Увеличение % соединений с фенолами
Фотосинтез с выделением кислорода из воды /через перекись/	*Mn* в соединениях с галактолипидами и каротиноидами	Перекиси с моногалактозилдиглицеридом, с 0,2-0,4% *Mn*	Возрастание непредельности

фоторедукции углекислоты по типу бактериального фотосинтеза происходит с использованием пигментов, главным образом содержащих магний хлорофиллов. В дальнейшем повышении значения в хлоропластах вероятно участие многих поливалентных металлов /Бойченко, Удельнова, Заринь, 1978/. Из них лучше других изучены соединения меди и марганца. Особенное значение при этом имеют соединения марганца. С их участием образуется липидная перекись с высоким значением окислительно-восстановительного потенциала / выше +0,55 В/, являющаяся предшественником выделения свободного кислорода при фотосинтезе.

Общим для многих соединений металлов, участвующих в биокатализе реакций ассимиляции углекислоты, является возрастание в ходе эволюции связей с разными группами липидов. Одновременно с этим благодаря созданию гидрофобных условий увеличивается стойкость комплексов металлов, как, например, железа с флавином в активном центре редуктазы углекислоты. В результате происходит возрастание вос-

станавливающей способности в десятки и сотни раз. Увеличение каталитической активности металлов путем соединения содержащих их ферментов с липидами обнаружено и в эволюции процесса дыхания /Singer, 1971/. При этом происходит образование сложных комплексов, входящих в цепи переноса электронов в клетках. В эволюции растений, кроме того, возрастала ненасыщенность во многих липидах, что еще более увеличивало реакционную способность образуемых ими соединений с металлами /Удельнова, Пушева, Черногорова, Бойченко, 1979/. Совершенствование биокатализа в реакциях ассимиляции углекислоты оказывало большое влияние на эволюцию всех процессов растений и вело к возрастанию их биогеохимического значения в биосфере.

Бойченко Е.А. Участие металлов в эволюции растений в биосфере. - Изв. АН СССР. Сер. биолог., 1976, № 3, с.378-385.

Бойченко Е.А., Опарин А.И. Участие поливалентных металлов в эволюции оксидоредуктаз. - Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1977, 13, № 5, с.541-544.

Бойченко Е.А., Опарин А.И. Значение соединений металлов в эволюции дегидрогеназ. - Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1979, 15, № 1, с.3-7.

Бойченко Е.А., Удельнова Т.М. Значение металлов в окислительно-восстановительных функциях растений. - Изв. АН СССР.Сер.биолог., 1977, № 2, с.194-200.

Бойченко Е.А., Удельнова Т.М., Заринь В.Э. Металлы в эволюции ассимиляции углекислоты в биосфере. Изв. АН СССР. Сер. биолог., 1978, № 1, с.12-18.

Вернадский В.И. Биосфера. Избр. соч. - М.: Изд-во АН СССР, 1960, с.7-102.

Виноградов А.П. Биогеохимические провинции и их роль в органической эволюции. - Геохимия, 1963, № 3, с.199-210.

Власюк П.А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений. - Киев: Наук. думка, 1969. - 516 с.

Опарин А.И. Материя, жизнь, интеллект. - М.: Наука, 1977, с.165-196.

Судьина Е.Г. /ред./. Биохимия синезеленых водорослей. - Киев: Наук. думка, 1978, с.182-219.

Школьник М.Я. Микроэлементы в жизни растений. - Л.: Наука, 1974. - 323 с.

Удельнова Т.М., Пушева М.А., Черногорова С.М., Бойченко Е.А. Соотношение поливалентных металлов в эволюции биогеохимических функций. - Тр. биогеохим. лаборатории, 1979, 17, с.183-189.

Bowen H. Trace elements in biochemistry. - London, Academic Press, 1966. - 234 p.

Cloud P. Evolution of ecosystems. - Amer.Sci., 1974, 62, N 1, p. 54-66.

Egami F. Origin and early evolution of transition element enzymes. - Journal of Biochemistry (Tokyo), 1975, 77, N 6, p. 1165-1169.

Eichhorn G. (ed.) Inorganic Biochemistry. - Amsterdam, Elsevier, 1975. - 1263 p.

Hall D., Rao K., Cammack R. The iron-sulphur proteins. - Science Progress, 197[illegible] 62 p.285-317.

Mildvan A. Metals in enzyme catalysis. - In: The Enzymes, N.Y., Academic Press, 1970, 2, p. 445-536.
Schopf J. Paleobiology of the Precambrian: the age of blue-green algae. - Evolutionary Biology, 1974, 7, p. 1-43.
Singer T.P. Evolution of the respiratory chain. - In: Biochemical evolution and the origin of life.- Amsterdam, North-Holland, 1971, p. 203-223.
Swain T. Biochemical evolution in plants. - In: Comparative biochemistry and molecular evolution. - Amsterdam, Elsevier, 1974, p. 125-302.
Vallee B., Wecker W. Metalloproteins. - In: The Proteins, N.Y. and London, Academic Press, 1970, 5, p. 1-168.

СОДЕРЖАНИЕ

Голубев В.Н. Проблемы эволюции жизненных форм и филогения растений 3

Зиман С.Н. Сравнительно-морфологические исследования вегетативных органов высших растений и их значение для филогении /на примере семейства Ranunculaceae Juss/ 29

Трифонова В.И. Анатомические признаки генеративных органов и их использование в систематике и филогении /на примере трибы Delphineae Warming семейства Ranunculaceae Juss/.... 38

Мейер-Меликян Н.Р. Некоторые проблемы современной палиноморфологии.. 45

Федорончук Н.М. Эволюционные аспекты таксономического анализа высших растений 51

Кордюм Е.Л. Значение цитоэмбриологических исследований для решения вопросов систематики и филогении покрытосеменных 58

Судьина Е.Г. Роль биохимии растений в формировании синтетической теории эволюции.................................. 75

Доброчаева Д.Н. О направлении морфогенеза бурачникоцветных /Boraginales Hutch./ по данным флорогенетических исследований 86

Ловелиус О.Л., Сябряй С.В. Эволюция рода Atraphaxis L. по данным сравнительно-морфологических исследований 100

Ивченко И.С. К вопросу морфологической эволюции берез в Европейской части СССР 106

Меликян А.П. О некоторых общих тенденциях в эволюции и специализации плодов.. 117

Корзинников Ю.С. Естественная модель микропопуляционных процессов в горных условиях /на примере дикорастущих плодовых растений/ 125

Дудка И.А. Эволюция бесполого размножения у грибов...... 138

Бухало А.С., Вассер С.П. Эволюционное и таксономическое значение некоторых культурально-морфологических признаков высших Basidiomycetes 146

Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. Актуальные проблемы морфологии водорослей.. 157

Масюк Н.П. Морфологический параллелизм и систематика водорослей... 176

Лозовая Г.И. Эволюция фотосинтетического аппарата растений 188

Бойченко Е.А., Удельнова Т.М. Роль металлов в эволюции биокатализа процессов растений 199

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И БИОХИМИИ В СИСТЕМАТИКЕ
И ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ

Доклады республиканского семинара

Утверждено к печати
президиумом Украинского ботанического общества

Редактор Г.Л.Топчий
Обложка художника Н.И.Голоказаковой
Художественный редактор Н.М.Абрамова
Технический редактор И.Ю.Абрамова
Корректор Е.И.Каченовская

Информ. бланк № 4594.

Подп. к печ. 26.02.81. БФ 00056. Бумага офс.№2 Офс. печ.
Усл.печ.л. 12,09. Уч.-изд.л. 13,52. Тираж 300экз. Заказ №1-191
Цена 1 руб. 40 коп.

Издательство "Наукова думка". 252601, Киев, ГСП, Репина, 3.
Киевская книжная типография научной книги Республиканского производственного объединения "Полиграфкнига" Госкомиздата УССР. 252004, Киев-4, Репина, 4.



